



Pêches et Océans
Canada

Fisheries and Oceans
Canada

Sciences des écosystèmes
et des océans

Ecosystems and
Oceans Science

Secrétariat canadien de consultation scientifique (SCCS)

Document de recherche 2020/046

Région du Centre et de l'Arctique

Modélisation du potentiel de rétablissement de la truite fardée versant de l'ouest (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) dans l'unité désignable 1 : Populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson

Adam S. van der Lee et Marten A. Koops

Pêches et Océans Canada
Laboratoire des Grands Lacs pour les pêches et les sciences aquatiques
867, chemin Lakeshore
Burlington, ON L7S 1A1 Canada

Avant-propos

La présente série documente les fondements scientifiques des évaluations des ressources et des écosystèmes aquatiques du Canada. Elle traite des problèmes courants selon les échéanciers dictés. Les documents qu'elle contient ne doivent pas être considérés comme des énoncés définitifs sur les sujets traités, mais plutôt comme des rapports d'étape sur les études en cours.

Publié par :

Pêches et Océans Canada
Secrétariat canadien de consultation scientifique
200, rue Kent
Ottawa (Ontario) K1A 0E6

[http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/
csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca](http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca)



© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2020
ISSN 2292-4272

La présente publication doit être citée comme suit :

van der Lee, A.S., et Koops, M.A. 2020. Modélisation du potentiel de rétablissement de la truite fardée versant de l'ouest (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) dans l'unité désignable 1 : Populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson. Secr. can. de consult. sci. du MPO, Doc. de rech. 2020/046. v + 29 p.

Also available in English :

van der Lee, A.S. and Koops, M.A. 2020. Recovery Potential Modelling of Westslope Cutthroat Trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) in Canada (Saskatchewan-Nelson River populations). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2020/046. v + 26 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	V
INTRODUCTION	1
MÉTHODES	1
SOURCES	2
CYCLE BIOLOGIQUE	2
Âge et croissance	2
Reproduction	2
Mortalité	3
LE MODÈLE	5
Stochasticité	7
Densité-dépendance	7
IMPACT DES DOMMAGES	8
Élasticité de λ	9
Élasticité de N	9
Simulation	10
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	10
Abondance : Population minimale viable (PMV)	10
Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)	12
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT	12
RÉSULTATS	13
IMPACT DES DOMMAGES	13
Élasticité de λ	13
Élasticité de N	14
Simulation	17
OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT	18
Abondance : Population minimale viable (PMV)	18
Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)	20
TEMPS DE RÉTABLISSEMENT	20
DISCUSSION	21
INCERTITUDES	24
ÉLÉMENTS	25
Élément 1 : Estimer les paramètres actuels ou récents du cycle biologique de la truite fardée versant de l'ouest.	25
Élément 2 : Proposer des objectifs de rétablissement possibles concernant l'abondance et la répartition	25
Élément 3 : Projeter les trajectoires attendues des populations sur une période raisonnable (minimum de 10 ans) sur le plan scientifique et des trajectoires au fil du temps jusqu'à l'atteinte des objectifs de rétablissement potentiels, en fonction des paramètres actuels de la dynamique des populations de truite fardée versant de l'ouest.	25
Élément 4 : Présenter un avis sur la mesure dans laquelle l'habitat convenable disponible répond aux besoins de l'espèce, tant actuellement que lorsque les objectifs de rétablissement de l'espèce proposés dans l'élément 12 sont atteints.	26

Élément 5 : Évaluer la probabilité que les objectifs possibles de rétablissement puissent être atteints selon les paramètres actuels de la dynamique des populations et comment cette probabilité pourrait varier selon différents paramètres de mortalité (en particulier selon des valeurs plus faibles) et de productivité (en particulier selon des valeurs plus élevées).....	26
Élément 6 : Évaluer le taux maximal de mortalité d'origine anthropique et de destruction de l'habitat que l'espèce peut soutenir sans risque pour sa survie ou son rétablissement.	26
RÉFÉRENCES CITÉES.....	27

RÉSUMÉ

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué les populations de truite fardée versant de l'ouest (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson (UD 1) comme étant menacées au Canada. La modélisation de la population est présentée ici pour évaluer les impacts des dommages, déterminer les objectifs de rétablissement de l'abondance et de l'habitat, et établir des projections à long terme du rétablissement de la population à l'appui d'une évaluation du potentiel de rétablissement (EPR). L'analyse a démontré que les populations de truite fardée versant de l'ouest étaient les plus sensibles aux perturbations jusqu'au stade juvénile (p. ex. survie, croissance et habitat) dans la plupart des circonstances. Il faut éviter de nuire à ces aspects du cycle biologique de l'espèce. L'analyse de la viabilité des populations a permis de déterminer les objectifs de rétablissement possibles. La viabilité de la population (c.-à-d. une population autosuffisante à long terme) peut être atteinte avec une population de 1 600 à 4 200 adultes (plus de 138 mm). Une population de cette taille nécessiterait entre 21 et 37 km d'habitat de cours d'eau. Selon les prévisions de la population, le rétablissement pourrait se produire dans 27 à 33 ans avec une densité initiale de 10 % des objectifs d'abondance.

INTRODUCTION

Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) a évalué les populations de truite fardée versant de l'ouest (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) dans l'unité désignable (UD) 1, c'est-à-dire les populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson, comme étant menacées. Il a évalué les populations du Pacifique de truite fardée versant de l'ouest, l'UD 2, comme étant préoccupantes (COSEPAC 2016).

La *Loi sur les espèces en péril* (LEP) prévoit l'élaboration de stratégies de protection et de programmes de rétablissement pour les espèces menacées d'extinction ou de disparition du pays. En réponse, Pêches et Océans Canada (MPO) a préparé l'évaluation du potentiel de rétablissement (EPR; DFO 2007a,b) comme moyen de fournir de l'information et un avis scientifique). Chaque EPR compte trois composantes – une évaluation de la situation de l'espèce, la portée du rétablissement, et les scénarios des mesures d'atténuation et des solutions de rechange – qui sont ensuite subdivisées en 22 éléments. Ce rapport contribue à l'EPR en permettant de recourir à la modélisation des populations pour évaluer l'impact des dommages anthropiques sur les populations, déterminer les objectifs de rétablissement et projeter le rétablissement des populations avec les incertitudes connexes. Ces travaux sont fondés sur une approche démographique élaborée par Vélez-Espino et Koops (2009, 2012) et Vélez-Espino *et al.* (2010).

Ce rapport portera uniquement sur les populations de truite fardée versant de l'ouest de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson (UD 1). En Alberta, la truite fardée versant de l'ouest a subi une importante contraction de son aire de répartition et occupe actuellement moins de 20 % de son aire de répartition historique (COSEPAC 2016). La persistance continue des populations de truite fardée versant de l'ouest est menacée par l'hybridation avec la truite arc-en-ciel non indigène (*O. mykiss*) et la truite fardée non indigène qui, grâce à l'empoisonnement, sont maintenant largement répandues (COSEPAC 2016). Seules les populations génétiquement pures (plus de 99 % d'allèles de truite fardée versant de l'ouest) seront prises en considération pour la protection en vertu de la LEP. Ces populations sont généralement limitées aux cours d'eau à faible productivité, froids et en haute altitude où la truite arc-en-ciel réussit moins bien (Rasmussen *et al.* 2010). Dans ce type d'habitat, les populations expriment généralement la stratégie du cycle biologique résident fluvial (Janowicz *et al.* 2018) qui atteint une plus grande longévité et une taille maximale plus petite que les autres types du cycle biologique.

Ce rapport présente donc la modélisation de la population de truite fardée versant de l'ouest génétiquement pure de type résident fluvial qui occupe de petits cours d'eau d'amont à faible productivité dans son aire de répartition naturelle en Alberta. Les résultats de l'analyse ne s'appliquent qu'à ce type particulier de cycle biologique et ne seront probablement pas représentatifs des types de cycle biologique migrateurs ou résidents lacustres.

MÉTHODES

Nous avons compilé l'information sur les taux vitaux pour créer des matrices de projection qui intègrent la stochasticité environnementale et la densité-dépendance. L'impact des dommages anthropiques sur les populations a été quantifié au moyen d'analyses de l'élasticité et par simulation. Les estimations des objectifs de rétablissement pour l'abondance et l'habitat ont été réalisées en fonction de l'estimation de la population minimale viable (PMV) et de la superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP). Enfin, des analyses par simulation ont été utilisées pour projeter l'abondance de la population et estimer les délais de rétablissement potentiels.

SOURCES

La truite fardée versant de l'ouest en Alberta est relativement bien étudiée pour les espèces en péril d'eau douce. Janowicz *et al.* (2018) ont étudié les caractéristiques du cycle biologique des populations de truite fardée versant de l'ouest de type résident fluvial en fournissant des renseignements sur la longévité, la croissance, la maturité, la survie et la production d'œufs. Le paramétrage du modèle a été tiré en grande partie de cette étude. Même si Janowicz *et al.* (2018) fournissent des renseignements importants pour le paramétrage du modèle, il convient de noter que les données ont été recueillies de 2002 à 2004, lorsqu'une récolte légale de truite fardée versant de l'ouest de plus de 35 cm était autorisée et que les méthodes génétiques ne permettaient pas de déterminer la pureté génétique selon les normes actuelles. Ainsi, quatre des six cours d'eau échantillonnés par Janowicz *et al.* (2018) ne satisfont pas à l'exigence de 99 % pour la truite fardée versant de l'ouest. Des renseignements supplémentaires ont été tirés de modèles de population antérieurs, comme ceux de Hilderbrand (2003) et Paul *et al.* (2003), ainsi que d'études d'autres endroits comme le Montana (Carim *et al.* 2017). Toutes les analyses et simulations ont été effectuées à partir du programme statistique R 3.5.0 (R Core Team 2018).

CYCLE BIOLOGIQUE

Âge et croissance

L'âge maximal de la truite fardée versant de l'ouest, estimé à partir des otolithes, était de 13 ans pour les femelles et de 12 ans pour les mâles pour le type résident fluvial de l'Alberta (Janowicz *et al.* 2018). Par le passé, on pensait que la truite fardée versant de l'ouest vivait moins longtemps, de 6 à 8 ans (Behnke 2002); cependant, on a documenté d'autres populations de type résident fluvial vivant plus de 10 ans (Fraleley et Shepard 2005).

La longueur selon l'âge, L_t , de l'espèce a été bien décrite à l'aide d'une fonction de croissance de von Bertalanffy :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)}), \quad (1)$$

où L_t est la longueur à la fourche (FL) en millimètres à l'âge- t , t_0 est l'âge hypothétique auquel le poisson aurait une longueur de 0, L_∞ est la taille asymptotique et k est un paramètre de croissance. Janowicz *et al.* (2018) ont relevé des différences potentielles dans les paramètres de la fonction de croissance de von Bertalanffy entre les emplacements, mais aucune différence significative entre les sexes. Les estimations de la croissance aux différents emplacements ont été intégrées dans le modèle, où : $L_\infty = 270$, $k = 0.168$ et $t_0 = 0.212$ (Janowicz *et al.* 2018).

Reproduction

Le sex-ratio mesuré chez la truite fardée versant de l'ouest varie d'une population à l'autre (Downs *et al.* 1997, Janowicz *et al.* 2018). Par conséquent, on a supposé un nombre égal de mâles et de femelles tout au long du cycle biologique. La maturité est mieux déterminée par la longueur et varie selon le sexe (Downs *et al.* 1997). La proportion de femelles matures, θ_{FL} , en tant que fonction de la longueur, a été décrite par la relation suivante (Janowicz *et al.* 2018) :

$$\theta_{FL} = \frac{1}{1 + e^{-(0.257FL - 35.426)}}, \quad (2)$$

Pour une taille à maturité 50 % de 138 mm et un âge à maturité 50 % d'environ 4,5 ans, conformes aux autres observations (Downs *et al.* 1997), Janowicz *et al.* (2018) n'ont observé qu'une légère augmentation du nombre d'œufs avec la taille, où la fécondité, f , a augmenté sous la forme d'une relation linéaire avec la longueur à la fourche :

$$f = 15.15 + 1.19FL, \quad (3)$$

Cette pente observée était nettement inférieure à celle estimée dans les études précédentes : 4,4 (Downs *et al.* 1997), 2,94 (Mayhood 2012), 5,5 (Tripp *et al.* 1979); toutefois, il peut s'agir de la seule estimation récente propre à la truite fardée versant de l'ouest de type résident fluvial vivant dans les cours d'eau à haute altitude en Alberta et, par conséquent, elle a été intégrée au modèle de population. On note cependant une augmentation importante de l'investissement reproducteur avec la taille sous la forme d'une augmentation du volume d'œufs avec la longueur à la fourche de la mère (Janowicz *et al.* 2018). De plus, Mayhood (2012) a fourni une relation entre le diamètre des œufs (mm) et la longueur à la fourche :

$$E = 0.9553 + 0.0069FL. \quad (4)$$

Il est possible que l'augmentation de la taille des œufs permette une plus grande survie aux stades précoces chez les descendants (Duarte et Alcaraz 1989). Une relation supposée entre l'investissement maternel (taille des œufs) et la survie relative des œufs fondée sur la taille de la mère a été intégrée au modèle. Nous avons utilisé l'impact sur l'investissement maternel (π) pour mettre à l'échelle la survie des œufs de manière à ce que la survie des œufs des femelles à la première maturité (la plus petite classe de taille avec des femelles matures, 127 mm) soit égale à 65 % (Moffett *et al.* 2006) de celle des femelles âgées (la plus grande classe de taille des femelles, 217 mm), comme suit :

$$\pi_i = 0.564 \text{Diamètre de l'œuf}_i - 0.38. \quad (5)$$

Mortalité

De nombreuses estimations de la mortalité instantanée chez les adultes, Z , étaient disponibles pour la truite fardée versant de l'ouest, mais elles variaient considérablement. Bon nombre des populations échantillonnées peuvent avoir été soumises à un niveau inconnu de mortalité par pêche. Le modèle ne tient pas compte de la mortalité par pêche, F , et les estimations de la mortalité totale instantanée, Z , sont donc traitées comme la mortalité naturelle, M , ($Z = M + F$). Carim *et al.* (2017) ont réalisé une analyse de la courbe des prises pour estimer la mortalité des adultes dans diverses populations de truite fardée versant de l'ouest au Montana, en utilisant des clés de longueur propres à l'emplacement pour déterminer l'âge des individus, ce qui a donné des estimations allant de 0,82 à 1,37 (taux de survie de 25 à 44 %). Janowicz *et al.* (2018) ont appliqué l'analyse de la courbe des prises, qui a produit une estimation de Z de 0,55 (taux de survie de 58 %) pour l'ensemble de la population de truite fardée versant de l'ouest de l'Alberta. Rasmussen *et al.* (2010) ont utilisé l'analyse de la courbe des prises pour estimer Z pour une population albertaine de truite fardée versant de l'ouest pure et d'hybrides truite fardée versant de l'ouest X RT, et ont constaté que la mortalité de la truite fardée versant de l'ouest pure, 0,36 (taux de survie de 70 %), était inférieure à celle des hybrides, 0,6 (taux de survie de 55 %). Enfin, Cope *et al.* (2016) ont estimé Z par suivi télémétrique pour des truites fardées versant de l'ouest en Colombie-Britannique, avec des résultats compris entre 0,24 et 0,31 (taux de survie de 68 à 79 %).

Nous avons comparé les rapports publiés sur la mortalité à deux valeurs prédites tirées des relations entre les espèces (Then *et al.* 2015), où M est une fonction de la longévité :

$$M = 4.899t_{max}^{-0.916}, \quad (6)$$

ou les paramètres de la fonction de croissance de von Bertalanffy :

$$M = 4.118k^{0.73}L_{\infty}^{-0.33}. \quad (7)$$

Les relations prédictives donnent des estimations de la mortalité de 0,47 (taux de survie de 0,63) et de 0,18 (taux de survie de 0,84), respectivement.

Aucune estimation du taux de survie des juvéniles n'était disponible pour la truite fardée versant de l'ouest, mais la survie des juvéniles a été estimée pour d'autres sous-espèces de truites fardées, comme la truite fardée du fleuve Colorado (*O. c. pleuriticus*) et la truite fardée de Bonneville (*O. c. utah*). Le taux de survie des jeunes truites fardées augmente généralement avec l'âge et la taille (Peterson *et al.* 2004, Budy *et al.* 2007). Peterson *et al.* (2004) ont estimé le taux de survie des truites fardées du fleuve Colorado juvéniles en présence et en l'absence de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Les taux de survie étaient plus faibles lorsque l'omble de fontaine était présent, avec des estimations de la survie annuelle de 2,5 %, 23 % et entre 35 et 57 % pour les truites fardées du fleuve Colorado aux âges 0, 1 et 2+, comparativement à 32 %, 42 % et entre 37 et 53 % lorsque l'omble de fontaine était absent. Budy *et al.* (2007) ont estimé les taux de survie annuels pour la truite fardée de Bonneville juvénile : 41 % à l'âge 1, 46 % à l'âge 2 ans et 54 % à l'âge 3.

Budy *et al.* (2012) ont estimé les taux de survie des œufs in situ pour la truite fardée de Bonneville à divers emplacements en Utah. Les taux de survie moyens variaient à l'intérieur des sites d'échantillonnage et entre eux, allant de 43 % à 77 %, avec une moyenne de 67 % aux sites à haute altitude (Budy *et al.* 2012).

Nous avons utilisé les valeurs publiées pour étayer les paramètres du modèle pour les taux de survie propres à chaque stade biologique. La densité-dépendance ayant été intégrée au modèle de population (voir ci-après), nous avons besoin des valeurs des paramètres pour la survie propre à chaque stade biologique (σ_i) pour les populations stables (taux de croissance de la population (λ) égal à 1) et les populations qui croissent au taux maximal ($\lambda = \lambda_{\max}$, lorsque la densité est de 0). Avec $\lambda = 1$, la survie moyenne des adultes (σ_a) était présumée de 0,6, une valeur intermédiaire tirée des estimations publiées et semblable à la valeur prédite de la relation avec la longévité (équation 6). La survie des juvéniles était présumée inférieure à celle des adultes et augmenter avec la taille (Lorenzen 2000), les taux de survie moyens aux stades 1 à 4 étant fixés à 0,3, 0,4, 0,5 et 0,55, respectivement. Nous avons supposé que la survie des œufs (σ_e) était de 0,65. La survie des jeunes de l'année (σ_0) a été résolue pour donner $\lambda = 1$, ce qui a produit une valeur de $\sim 0,18$.

Au taux de croissance maximal de la population (λ_{\max}), la survie moyenne des adultes a été établie à un niveau supérieur aux valeurs observées et fondée sur la valeur prédite à partir des paramètres de la fonction de croissance de von Bertalanffy (équation 7), et présumée de 0,85. La survie maximale des œufs a été supposée de 1. Nous avons supposé que la survie maximale aux autres stades suivait la même échelle de progression que celle des stades adultes $\sigma_{i,\max} = \sigma_{i,1} \times \sigma_{a,\max} / \sigma_{a,1}$.

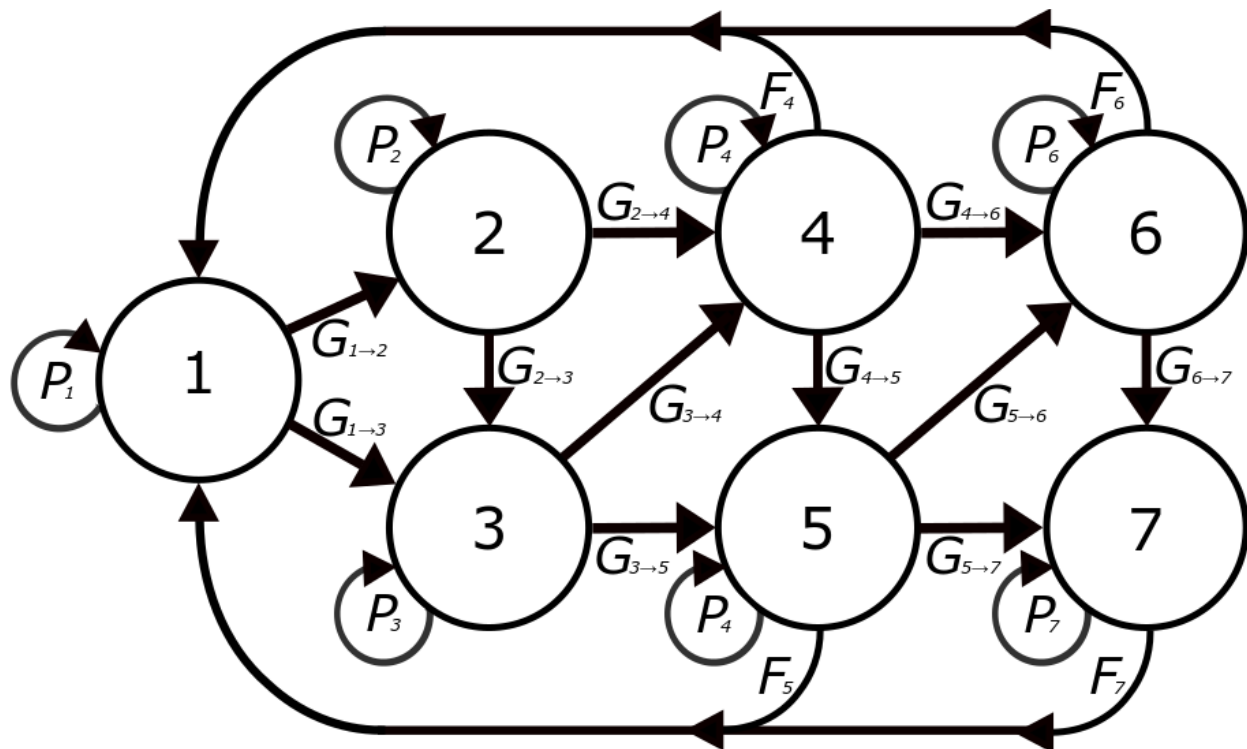


Figure 1. Cycle biologique généralisé utilisé pour modéliser la dynamique des populations de truite fardée versant de l'ouest. F_i représente la fécondité annuelle propre au stade biologique, P_i représente la probabilité de survivre et de rester au stade i , et G_i représente la probabilité de survivre et de passer au stade $i+1$ ou $i+2$ chaque année.

LE MODÈLE

Le cycle biologique de la truite fardée versant de l'ouest a été modélisé à l'aide d'un modèle matriciel de la population femelle uniquement, structuré en fonction du stade biologique, de la longueur, du rythme des naissances, avant la reproduction, densité-dépendant, avec des intervalles de projection annuels (Caswell 2001; figure 1). Les stades biologiques ont été définis en fonction de la longueur, parce que de nombreuses caractéristiques du cycle biologique de la truite fardée versant de l'ouest sont mieux corrélées à la longueur qu'à l'âge, comme la maturité (Downs *et al.* 1997).

La matrice comportait sept stades (figure 1) définis par la croissance de la truite fardée versant de l'ouest (voir ci-dessus). Les divisions entre les stades ont été déterminées en prenant le milieu entre la taille moyenne selon l'âge, entre les classes d'âge successives avant la maturité (stades 1 à 4) et entre chaque deuxième âge après la maturité (stades 5 et 6), tous les individus de plus de 203 mm étant classés dans le stade 7 (tableau 1).

La matrice de projection \mathbf{A} est le produit de la matrice de transition \mathbf{B} , composée des caractéristiques du cycle biologique, et de la matrice de densité-dépendance \mathbf{D} (voir l'équation 16 ci-dessous) représentant les effets de la densité-dépendance, où :

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} P_1 & 0 & 0 & F_4 & F_5 & F_6 & F_7 \\ G_{1 \rightarrow 2} & P_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ G_{1 \rightarrow 3} & G_{2 \rightarrow 3} & P_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{2 \rightarrow 4} & G_{3 \rightarrow 4} & P_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_{3 \rightarrow 5} & G_{4 \rightarrow 5} & P_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_{4 \rightarrow 6} & G_{5 \rightarrow 6} & P_6 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & G_{5 \rightarrow 7} & G_{6 \rightarrow 7} & P_7 \end{bmatrix} \quad (8)$$

et :

$$\mathbf{A} = \mathbf{B} \circ \mathbf{D}, \quad (9)$$

où le symbole \circ représente le produit de Hadamard ou la multiplication élément par élément des matrices.

Tableau 1. Définitions des stades fondées sur la longueur et la longueur moyenne des individus au stade i .

Stade	Fourchette de longueurs (mm)	Longueur moyenne (mm)
1	< 52	33,5
2	52 – 86	70,1
3	86 – 114	101,0
4	114 – 138	127,1
5	138 – 175	156,2
6	175 – 203	188,7
7	> 203	217,5

Les modèles matriciels fondés sur le stade intègrent des estimations de : F_i , la fertilité propre au stade; P_i , la probabilité de survie et de maintien au stade i ; et G_i , la probabilité de survie et de passage au stade suivant. Dans un modèle fondé sur la longueur, il est possible que des individus ayant une croissance rapide sautent un stade; pour tenir compte de la variation de croissance, la matrice comprenait deux estimations propres à un stade de G , $G_{i \rightarrow i+1}$ et $G_{i \rightarrow i+2}$.

La fertilité, F_i , est le produit de tous les paramètres de reproduction et, dans une matrice structurée selon la période avant la reproduction, intègre également la probabilité de survie du stade de l'œuf à l'âge 1 ($\sigma_e \sigma_0$) :

$$F_i = f_i \varphi \theta_i \pi_i \sigma_e \sigma_0 T. \quad (10)$$

Les termes P_i et G_i sont tous deux une fonction de la survie propre au stade (σ_i) et des probabilités de transition propres au stade (τ_{i+1} et τ_{i+2}) décrivant la probabilité de passer du stade i au stade $i + 1$ et du stade i au stade $i + 2$, où :

$$P_i = \sigma_i (1 - (\tau_{i+1} + \tau_{i+2})), \quad (11)$$

$$G_{i \rightarrow i+1} = \sigma_i \tau_{i+1}, \text{ et} \quad (12)$$

$$G_{i \rightarrow i+2} = \sigma_i \tau_{i+2}. \quad (13)$$

Les probabilités de transition propres au stade ont été estimées à partir de simulations de la croissance. Les pas de croissance moyens ont été calculés à partir de la fonction de croissance de von Bertalanffy (équation 1) avec une variation stochastique en supposant que les pas de croissance annuels suivent une distribution normale avec un écart-type de 6,25 (Carim *et al.*

2017). Nous avons déterminé la probabilité de passer d'un stade à l'autre à partir de la distribution ainsi obtenue (tableau 2).

Tableau 2. Valeurs des paramètres propres au stade utilisées pour calculer les valeurs de la matrice, P_i , G_{i+1} , G_{i+2} et F_i pour les populations avec $\lambda = 1$. σ_i représente les taux de survie propres au stade, τ_i représente la probabilité de transition entre les stades, f_i représente la fécondité, θ_i représente la proportion de femelles matures à chaque stade, et π_i représente l'effet relatif de la taille de la mère sur la survie des œufs.

Stade	σ_i	τ_{i+1}	τ_{i+2}	f_i	θ_i	π_i
1	0,30	0,97	0,02	0	0	s.o.
2	0,40	0,90	0,07	0	0	s.o.
3	0,50	0,82	0,11	0	0	s.o.
4	0,55	0,89	0,00	166,4	0,06	0,65
5	0,60	0,49	0,02	201,0	0,99	0,76
6	0,60	0,49	s.o.	239,7	1,00	0,89
7	0,60	s.o.	s.o.	274,0	1,00	1

Stochasticité

Nous avons fait varier la fécondité et la survie propres à chaque stade chaque année pour simuler la stochasticité environnementale dans les taux vitaux. Nous avons établi la quantité de variabilité incorporée dans les taux vitaux de manière à permettre un coefficient de variation (CV) de 0,15 dans les fluctuations de la taille de la population. Nous avons supposé que la fécondité suivait une distribution log-normale avec des moyennes estimées à partir de l'équation 3 et un écart-type de 4 (à l'échelle normale). Nous avons supposé un degré élevé de corrélation intra-annuelle entre les stades biologiques dans la fécondité stochastique, et établi le coefficient de corrélation à 0,9, de sorte que les résiduels dans la production d'œufs étaient semblables entre les classes d'âge au cours d'une année.

Le taux de survie variait selon la mortalité instantanée ($\sigma_i = e^{-M_i}$). Nous avons supposé que M variait selon une distribution normale avec un CV de 0,165. La stochasticité pour M a été exécutée à l'aide de la distribution bêta étirée (c.-à-d. que la distribution normale a été convertie en distribution bêta étirée) afin d'éliminer les queues extrêmes de la distribution normale et d'empêcher une valeur négative de M tout en maintenant la moyenne et l'écart-type (Morris et Doak 2002). Nous avons supposé une corrélation intra-annuelle de M entre les classes de taille avec une structure de corrélation AR1 (la corrélation diminue à mesure que la distance entre les stades augmente) et un coefficient de corrélation de 0,75. Nous avons supposé que la survie des œufs et celle des jeunes de l'année variaient indépendamment l'une de l'autre et des stades suivants (corrélation = 0).

Densité-dépendance

Nous avons supposé que la densité-dépendance agit sur tous les stades biologiques : œufs, jeunes de l'année, juvéniles et adultes. La densité-dépendance à chaque stade biologique a agi indépendamment et a été structurée comme une relation de Beverton-Holt où la densité-dépendance des œufs (d_e) a été définie par l'équation :

$$d_e = \frac{\sigma_{e,max}/\sigma_{e,1}}{1 + b_e/K_e \times N_e}, \quad (14)$$

et la densité-dépendance des autres stades biologiques (d_s) par l'équation :

$$d_s = \frac{\sigma_{a,max}/\sigma_{a,1}}{1 + b_a/K_s \times N_s} \quad (15)$$

où N_s représente la densité du stade actuel, K_s est la capacité de charge pour chaque stade biologique (la densité qui donne $\lambda = 1$), et b_a et b_e sont les coefficients densité-dépendants (tableau 3). Les valeurs des coefficients densité-dépendants ont été résolues en fixant les équations 14 et 15 à la capacité de charge (c.-à-d. d_e et $d_s = 1$).

La capacité de charge a été définie au stade adulte, puis estimée pour tous les autres stades biologiques à l'aide de la distribution du stade stable (c.-à-d. que si la capacité de charge du stade adulte (K_a) était établie à 500, la capacité de charge du stade juvénile (K_j) était fixée comme étant le nombre de juvéniles nécessaire pour obtenir 500 adultes, 1 657).

Tableau 3. Paramètres de la densité-dépendance.

Symbole	Définition	Valeur
$\sigma_{a,max}$	Taux moyen maximal de survie des adultes	0,85
$\sigma_{a,1}$	Taux moyen de survie des adultes à $\lambda = 1$	0,60
$\sigma_{e,max}$	Taux maximal de survie des œufs	1,00
$\sigma_{e,1}$	Taux moyen de survie des œufs à $\lambda = 1$	0,65
b_a	Paramètre de densité-dépendance	0,417
b_e	Paramètre de densité-dépendance pour la survie des œufs	0,538

La matrice de densité-dépendance, **D**, a été structurée comme suit :

$$\mathbf{D} = \begin{bmatrix} d_j & 1 & 1 & d_e d_0 & d_e d_0 & d_e d_0 & d_e d_0 \\ d_j & d_j & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ d_j & d_j & d_j & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & d_j & d_j & d_j & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & d_j & d_j & d_a & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & d_j & d_a & d_a & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & d_a & d_a & d_a \end{bmatrix} \quad (16)$$

IMPACT DES DOMMAGES

Nous avons évalué l'impact des dommages anthropiques sur une population de truite fardée versant de l'ouest au moyen d'analyses de l'élasticité déterministe de la matrice et de simulations stochastiques.

L'analyse de l'élasticité des éléments de la matrice fournit une méthode pour quantifier l'impact des changements des taux vitaux sur une population. Plus précisément, les élasticités mesurent la variation proportionnelle du taux de croissance de la population (λ) ou de la densité à l'équilibre (N) qui résulte d'une variation proportionnelle d'un taux vital (v). Par exemple, une élasticité ayant une valeur λ de 0,2 pour la survie des juvéniles indique qu'une variation de 10 % du taux de survie des juvéniles (p. ex. $0.5 \times (1 + 0.1) = 0.55$) entraînerait une augmentation de 2 % du taux de croissance de la population (p. ex. $1 \times (1 + 0.1 \times 0.2) = 1.02$). L'élasticité de N fonctionne de la même façon, sauf qu'elle agit sur les densités propres au stade; par exemple, une élasticité de valeur N pour une densité des adultes de 0,15 pour les perturbations de la capacité de charge des juvéniles (K_j) indiquerait qu'une diminution de 15 % de K_j (p. ex. $1,657 \times (1 - 0.15) = 1,408$) provoquerait une diminution de 2,25 % de la densité à l'équilibre chez les adultes (p. ex. $500 \times (1 - 0.15 \times 0.15) = 489$).

Les élasticités sont utiles, car elles permettent d'évaluer l'incidence des changements des taux vitaux et d'autres paramètres du modèle sur une population et, comme elles représentent des changements proportionnels, leurs valeurs sont directement comparables. Elles sont préférables aux analyses de simulation en raison de la vitesse à laquelle on peut les estimer, ce qui permet d'examiner beaucoup plus de perturbations que les simulations. Les élasticités sont toutefois limitées, car elles représentent des changements permanents et supposent que tous les autres paramètres du modèle demeurent inchangés. C'est pourquoi nous avons recouru à une analyse par simulation pour examiner les effets des dommages temporaires ou périodiques sur une population.

Élasticité de λ

On calcule les élasticités de λ (ε_λ) en prenant les dérivées partielles adaptées de λ par rapport à un taux vital (v ; Caswell 2001) :

$$\varepsilon_\lambda = \frac{v}{\lambda} \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,j}} \frac{\partial a_{i,j}}{\partial v}, \quad (17)$$

où a_{ij} est l'élément de la matrice de projection à la ligne i et dans la colonne j .

Les estimations de l'élasticité sont influencées par les conditions actuelles. Par conséquent, des valeurs de l'élasticité sont fournies pour quatre états de la population : déclin, stabilité, croissance et essor. Une population en déclin a été définie d'après le critère A2 du COSEPAC pour les espèces menacées, soit une réduction de 30 % de la taille de la population sur 10 ans ou trois générations, selon la plus longue de ces deux périodes, ce qui donne $\lambda_{\min} = 0,982$. Une population stable est définie comme une population où $\lambda_1 = 1$. Une population en plein essor est une population dont tous les taux vitaux sont fixés aux valeurs maximales, c.-à-d. lorsque la densité est de 0; ce qui donne $\lambda_{\max} = 1,52$. Enfin, une population en croissance a été définie en établissant les valeurs des taux vitaux comme si la taille de la population était à 50 % de la capacité de charge; ce qui donne $\lambda_{\text{mean}} = 1,2$.

Élasticité de N

Les élasticités de N (ε_N) sont calculées à partir des sensibilités de N ($\frac{d\hat{N}}{dv^i}$), où (Caswell 2019) :

$$\frac{d\hat{N}}{dv^i} = \left(\mathbf{I}_i - \mathbf{A} - (\hat{\mathbf{N}}^\top \otimes \mathbf{I}_i) \frac{\partial \text{vecA}}{\partial \mathbf{N}^\top} \right)^{-1} (\hat{\mathbf{N}}^\top \otimes \mathbf{I}_i) \frac{\partial \text{vecA}}{\partial v^i}, \quad (18)$$

et :

$$\varepsilon_N = \text{diag}(\hat{\mathbf{N}})^{-1} \frac{dN}{dv^i} \text{diag}(v). \quad (19)$$

\mathbf{A} est la matrice de projection de la dimension $i \times i$, \mathbf{I}_i est une matrice d'identité de la dimension $i \times i$, $\hat{\mathbf{N}}$ est un vecteur des densités à l'équilibre, $\frac{\partial \text{vecA}}{\partial \mathbf{N}^\top}$ est la dérivée partielle de la matrice \mathbf{A} par rapport aux densités des stades, $\frac{\partial \text{vecA}}{\partial v^i}$ est la dérivée partielle de la matrice \mathbf{A} par rapport aux taux vitaux ou aux paramètres du modèle d'intérêt, \top est l'opérateur de transposition et \otimes représente le produit de Kronecker. $\text{diag}(\hat{\mathbf{N}})$ et $\text{diag}(v)$ représentent les matrices diagonales avec les densités à l'équilibre et les valeurs des paramètres sur la diagonale, respectivement, et les 0 sur les entrées hors diagonale. Voir davantage de précisions dans Caswell (2019).

Le paramétrage initial du modèle suppose que l'habitat (ou la ressource qui détermine K_s) est limitatif à tous les stades (c.-à-d. que les ressources à chaque stade ne sont suffisantes que pour permettre la densité prédéterminée des adultes). Ce n'est probablement pas le cas dans de nombreux réseaux hydrographiques. Des estimations de l'élasticité de N ont donc été

produites pour les conditions où tous les types d'habitats sont limités, ainsi que lorsqu'il y a un excédent d'habitat à chaque stade biologique. Pour ce faire, nous avons multiplié par 10 la capacité de charge de ce stade en maintenant constante celle des autres stades.

Simulation

Une analyse par simulation a permis d'étudier les impacts des dommages périodiques propres à un stade sur la densité de la population adulte. Les taux de survie par stade ont été réduits d'un certain niveau de dommages, de 0 à 99 %, à différentes fréquences : 1, 2, 5 et 10 ans, dans une simulation sur 100 ans. Nous avons ensuite comparé la capacité de charge initiale à la taille moyen de la population sur les 15 dernières années de la simulation afin de déterminer l'effet des dommages, quantifié en tant que proportion de la capacité de charge initiale K_a . La fréquence indique la fréquence à laquelle les dommages ont été appliqués. Une fréquence de 1 indique que les dommages sont constants et appliqués chaque année, alors qu'une fréquence de 10 indique que les dommages sont périodiques et appliqués une fois tous les 10 ans. Comme il s'agit d'un modèle densité-dépendant, on suppose que la population est en mesure de se rétablir entre les applications des dommages lorsque les conditions sont ramenées à l'état initial et qu'il n'y a pas de concurrents, étant donné qu'il s'agit d'un modèle monospécifique.

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable (PMV)

Nous avons utilisé le concept de durabilité démographique pour déterminer les objectifs de rétablissement minimaux possibles pour la truite fardée versant de l'ouest. La durabilité démographique est liée au concept de population minimale viable (PMV; Shaffer 1981), et a été définie comme la taille minimum de la population adulte qui produit une probabilité souhaitée de persistance sur 100 ans (~ 15 générations de truite fardée versant de l'ouest, dont la durée de génération a été estimée à 6,56 ans à partir de la matrice de projection [Caswell 2001] avec $\lambda = 1$), où « adulte » correspond aux stades 5, 6 et 7 du modèle de la matrice (équation 1; figure 1; plus de 138 mm). La population minimale viable a été estimée à l'aide d'une analyse par simulation qui intégrait la stochasticité environnementale et la densité-dépendance.

Les éléments importants intégrés à l'analyse de la viabilité de la population sont le choix de la période au cours de laquelle la persistance est déterminée, la gravité et la fréquence des événements catastrophiques et le seuil de quasi-extinction en dessous duquel une population est jugée non viable. Le choix de la période est arbitraire et sans logique biologique; cependant, une période de 100 ans (~ 15 générations de truite fardée versant de l'ouest) est probablement raisonnable pour la prise des décisions de gestion.

Le taux et la gravité des événements catastrophiques dans les populations de truite fardée versant de l'ouest sont inconnus. D'après une méta-analyse, Reed *et al.* (2003) ont déterminé que parmi les populations de vertébrés, les épisodes de mortalité catastrophiques qui ont entraîné une diminution en une année de la taille de la population de plus de 50 % se sont produits à un taux de 14 %/génération en moyenne. Ce résultat a servi de base aux simulations de la population minimale viable et trois niveaux de taux d'événement catastrophique ont été appliqués pour tenir compte de l'incertitude : 5 %/génération, 10 %/génération et 15 %/génération. Ces taux correspondent à une fréquence moyenne d'un événement catastrophique tous les 131, 66 et 44 ans, respectivement. L'impact d'un événement catastrophique touche tous les stades biologiques simultanément et a été tiré au hasard d'une distribution bêta graduée entre 0,5 et 1 avec des paramètres de forme de 0,762 à 1,5 (Reed *et al.* 2003; figure 2), représentant la probabilité d'une diminution de 50 à 100 % de la taille de la

population. Les événements catastrophiques désignent toutes les perturbations temporaires et réversibles à grande échelle de la population, comme la sécheresse, les feux de forêt ou le gel, et peuvent être d'origine naturelle ou anthropique.

La quasi-extinction représente les effets cumulatifs des effets d'Allee, de la stochasticité démographique et de la dépression de consanguinité (Lande 1988), menant une population à l'extinction une fois le seuil franchi. Il n'est pas possible de mesurer empiriquement la valeur du seuil de quasi-extinction; par conséquent, nous avons utilisé 25 femelles adultes comme approximation raisonnable (Morris et Doak 2002).

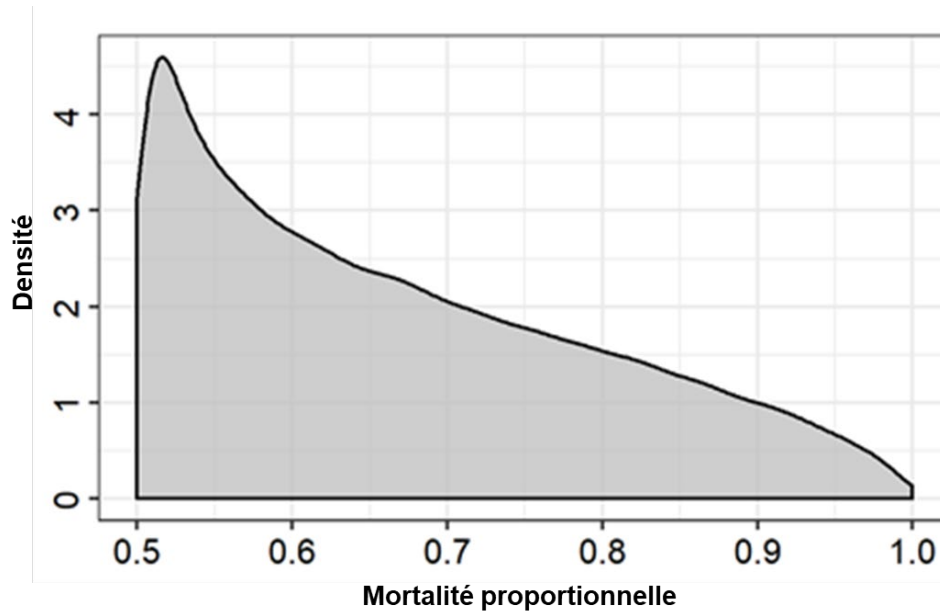


Figure 2. Distribution bêta (graduée entre 0,5 et 1) utilisée dans les tirages stochastiques des impacts des événements catastrophiques. Elle représente la diminution proportionnelle de la taille de la population après un événement catastrophique. Les paramètres de forme étaient de 0,762 et 1,5 (Reed et al. 2003).

Nous avons réalisé des simulations stochastiques densité-dépendantes pour des populations à diverses densités initiales (la densité initiale représentait la capacité de charge, K , où $\lambda = 1$). Les simulations portaient sur 100 ans. Les simulations indépendantes intégraient trois taux d'événement catastrophique (0,05, 0,1 et 0,15/génération). Chaque simulation a été répétée 5 000 fois et le nombre de quasi-extinctions a été compté. Nous avons modélisé la probabilité d'extinction ($P[ext.]$) comme une régression logistique, comme suit :

$$P[ext.] = \frac{1}{1 + e^{-(b_{PMV} \log_{10}(Na) + a_{PMV})}}, \quad (20)$$

où a_{MVP} et b_{MVP} représentent l'ordonnée et la pente ajustées de la régression logistique. On peut réorganiser l'équation 20 pour estimer la taille de la population adulte nécessaire pour obtenir le niveau souhaité de persistance de la population (PMV) :

$$PMV = 10^{\frac{\log(1/P[ext.]^{-1}) + a_{PMV}}{b_{PMV}}}. \quad (21)$$

Les estimations de la population minimale viable sont présentées pour les probabilités de quasi-extinction de 5 % et 1 %.

Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)

La superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP) est définie comme la quantité d'habitat nécessaire pour soutenir une population à la taille de la population minimale viable (Velez-Espino et al. 2010).

Young *et al.* (2005) ont évalué la relation entre la taille de la population (plus de 75 mm) de truite fardée du fleuve Colorado et d'*Oncorhynchus clarkii stomias* et la longueur du cours d'eau au Wyoming et au Colorado. Cette relation était fondée sur des estimations de l'abondance réalisées au moyen de la pêche à l'électricité et sur la longueur des cours d'eau occupés, et a donné une relation non linéaire : $N_{>75mm} = (0.00508stream\ length + 5.148)^2$. On peut en déduire que la densité de la truite fardée augmente avec l'habitat disponible. Le COSEPAC (2016) a dressé la liste des estimations de l'abondance pour les truites fardées versant de l'ouest adultes (plus de 153 mm) en Alberta et des estimations de la longueur de l'habitat occupé par chaque population de truite fardée versant de l'ouest. Les données pour l'Alberta suggèrent que la densité des truites fardées versant de l'ouest augmente également en fonction de l'habitat disponible. Ces données ont été utilisées pour ajuster une relation entre la longueur de l'habitat et la taille de la population à l'aide d'une régression binomiale négative (pour tenir compte de la surdispersion) avec une fonction de liaison de racine carrée (ajustement supérieur à la liaison logarithme $\Delta AIC > 10$), ce qui donne (figure 3; $n = 38$, $\theta = 0,96$, écart-type = 0,201, $p < 0,0001$) :

$$N_{>153mm} = (7.55 + 0.0023stream\ length)^2. \quad (22)$$

Nous avons utilisé cette relation pour déterminer la longueur prévue du cours d'eau nécessaire pour soutenir les populations minimales viables de truite fardée versant de l'ouest.

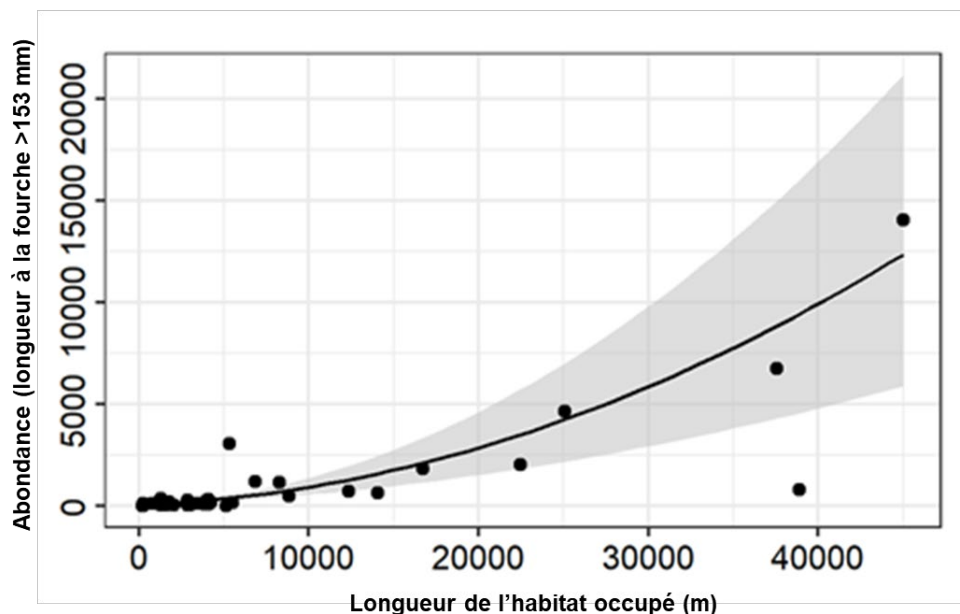


Figure 3. Relation entre la longueur occupée des cours d'eau et les populations de truite fardée versant de l'ouest (plus de 153 mm) de l'Alberta (données tirées de COSEPAC 2016).

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Nous avons estimé le temps de rétablissement à l'aide d'une analyse par simulation semblable aux simulations de la population minimale viable. Les simulations commençaient avec les effectifs initiaux de la population fixés à 10 % de la population minimale viable. Elles intégraient

la stochasticité, la densité-dépendance et les événements catastrophiques, de la même manière que les simulations de la population minimale viable. La population est considérée comme rétablie lorsqu'elle atteint la population minimale viable (qui a également été utilisée comme capacité de charge). Les simulations ont été répétées 5 000 fois. On peut considérer que la capacité de charge fixée à la population minimale viable constitue la restauration minimale de l'habitat nécessaire à la persistance de la population. Cette hypothèse donnerait les temps de rétablissement les plus longs pour une population viable. Si la capacité de charge était supérieure à la population minimale viable, les temps de rétablissement seraient écourtés.

RÉSULTATS

IMPACT DES DOMMAGES

Nous avons effectué trois analyses pour évaluer l'impact des dommages sur les populations de truite fardée versant de l'ouest (tableau 4) : l'analyse de l'élasticité déterministe sur le taux de croissance de la population (figure 4), l'analyse de la densité propre à chaque stade biologique (figure 5) et l'analyse par simulation stochastique (figure 6).

Tableau 4. Comparaison d'un sous-ensemble des résultats de l'élasticité provenant des trois analyses. L'élasticité des valeurs λ représente le changement proportionnel de λ qui résulte d'un changement proportionnel d'un taux vital en supposant une population en croissance ($\lambda_{mean} = 1,2$). L'élasticité des valeurs N représente la variation de la densité des adultes qui résulte d'un changement proportionnel d'un taux vital. Les résultats de la simulation représentent le changement proportionnel de la densité des adultes qui résulte d'un changement proportionnel annuel du taux vital (estimé à partir des valeurs de dommages de 10 %).

Paramètre	Élasticité de λ	Élasticité de N	Simulation
f	0,16	0,01	s.o.
σ_0/σ_E	0,16	0,02	0,06
σ_j	0,58	2,30	2,22
σ_a	0,26	1,05	1,03
K_e	s.o.	0,01	s.o.
K_0	s.o.	0,01	s.o.
K_j	s.o.	0,68	s.o.
K_a	s.o.	0,31	s.o.

Élasticité de λ

L'élasticité de λ aux perturbations des taux vitaux (figure 4) donne une indication de la façon dont la population peut réagir aux changements des taux vitaux; les valeurs positives indiquent que le taux de croissance de la population augmentera si le taux vital est augmenté. Les estimations de l'élasticité sont présentées pour la fertilité (F), qui englobe tous les paramètres contribuant à l'équation 10, y compris les taux de survie des œufs et des jeunes de l'année, les probabilités de transition (τ) et les taux de survie (σ) pour les stades juvéniles et adultes.

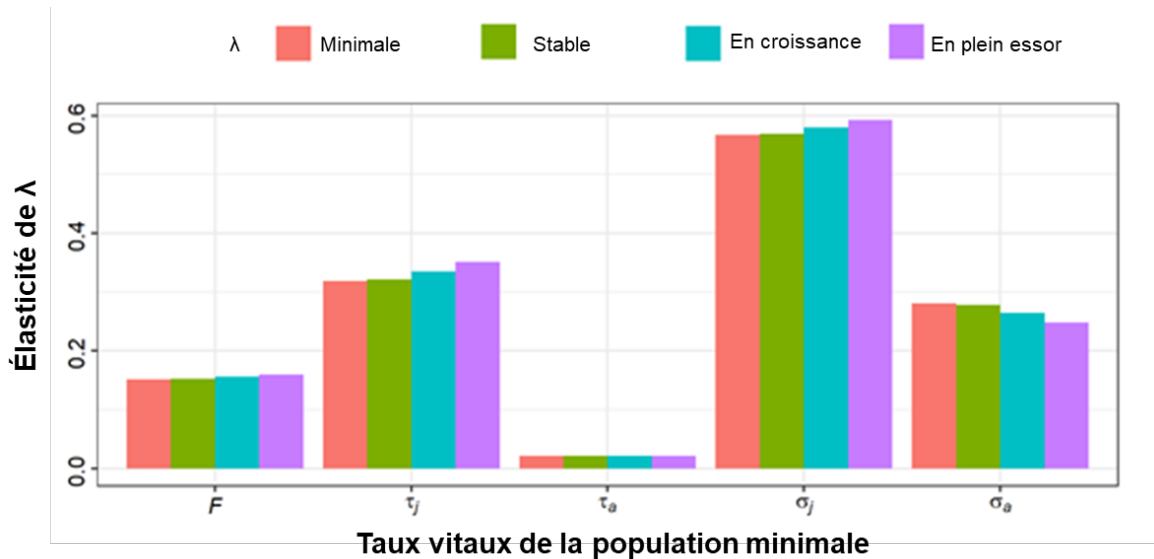


Figure 4. Résultats de l'analyse de l'élasticité de λ pour quatre états de population : déclin, stabilité, croissance et essor. F représente la fertilité et les perturbations indépendantes des paramètres qui contribuent à la fertilité (équation 10), τ représente la probabilité de transition et σ représente la survie pour les stades juvéniles (j) et adultes (a).

Les résultats étaient semblables pour les différents taux de croissance de la population. Le taux de croissance de la population était le plus sensible aux changements de la survie des juvéniles lorsque les valeurs de l'élasticité étaient $\sim 0,57$. Ces valeurs étaient supérieures à la sensibilité de λ à la survie des adultes ($\sim 0,27$) ou à la survie des œufs et des jeunes de l'année ($\sim 0,15$). Cela indique que c'est au stade juvénile qu'une population de truite fardée versant de l'ouest serait la plus touchée par la mortalité (en supposant la densité-indépendance). Par exemple, avec un taux de mortalité de 5 % en plus de la mortalité naturelle, la taille d'une population stable ($\lambda = 1$) baisserait chaque année de près de 3 % ($1 \times (1 - 0.05 \times 0.57)$). Après la survie des juvéniles, λ était la plus sensible aux taux de transition à l'intérieur du stade juvénile (c.-à-d. les stades 1 à 4), avec des valeurs $\sim 0,32$, ce qui indique que les augmentations du taux de croissance somatique correspondront aux augmentations du taux de croissance de la population.

Élasticité de N

L'analyse ci-dessus des élasticités de λ suppose la densité-indépendance, mais si la densité-dépendance agit sur les populations, les résultats pourraient ne pas tenir. Par conséquent, nous avons appliqué l'analyse de l'élasticité de la densité propre à chaque stade biologique (N_s) aux taux vitaux pour étudier les changements possibles de la taille de la population avec la densité-dépendance agissant à différents stades biologiques. Les conditions initiales du modèle ont une densité-dépendance qui agit sur tous les stades biologiques, la taille de la population étant limitée (peut-être par l'habitat) à chaque stade. Si l'on suppose que la capacité de charge est limitée par l'habitat (K_s peut être limitée pour d'autres raisons, mais l'habitat est peut-être le plus facile à visualiser) indépendamment à chaque stade biologique, il est possible de déterminer l'évolution de l'élasticité des valeurs N lorsqu'un habitat excédentaire est disponible pour chaque stade biologique. Nous avons étudié l'effet des changements de la fécondité, des taux de survie et de la capacité de charge propre à chaque stade biologique (K_s) sur les densités stables des juvéniles, des adultes et de l'ensemble de la population (figure 5).

Comme dans l'analyse de l'élasticité de λ , ce sont les changements du taux de survie des juvéniles (stades combinés 1:4 dans la matrice) qui ont généralement eu le plus grand effet sur la taille de la population adulte. Les changements de la fécondité et du taux de survie des œufs et des jeunes de l'année n'ont eu qu'une incidence sur le nombre de juvéniles dans la population, mais en raison de l'effet de la densité-dépendance au stade juvénile, l'effet sur la taille de la population adulte a été souvent négligeable et parfois négatif. Une élasticité négative indique que l'augmentation de ce taux vital entraînerait une diminution de la densité des adultes. L'exception à cette règle a été le cas où il y avait un habitat excédentaire des juvéniles (figure 5, graphique 4 – habitat excédentaire des juvéniles). Dans ces conditions, avec peu ou pas de densité-dépendance agissant au stade juvénile, la mortalité des œufs ou des jeunes de l'année avait autant d'influence sur la densité des adultes que la mortalité des adultes. Les valeurs de l'élasticité pour la fécondité étaient plus faibles que celles de la survie des œufs et des jeunes de l'année, ce qui diffère des résultats de l'élasticité de λ , où elles étaient égales (figure 4). Les changements de la survie des adultes n'ont généralement pas accru autant la taille de la population adulte que la survie des juvéniles, sauf s'il y avait un habitat excédentaire pour les adultes disponible (figure 5, panneau 5 – habitat excédentaire pour les adultes).

Les valeurs de l'élasticité pour la survie des juvéniles selon la densité des adultes étaient de 2,3 lorsque tous les types d'habitats étaient limitatifs et de 3,1 lorsqu'un habitat excédentaire des juvéniles était disponible. Les valeurs de l'élasticité pour le taux de survie des adultes étaient de 1,1 lorsque tous les types d'habitats étaient limitatifs et de 2,8 lorsqu'un habitat excédentaire des adultes était disponible. Ces valeurs peuvent servir à déterminer le changement attendu de la densité des adultes compte tenu des changements des taux vitaux. Par exemple, si une population d'une abondance initiale de 500 adultes subissait une mortalité supplémentaire de 10 % (p. ex. mortalité par pêche) au stade juvénile, la population adulte diminuerait de 115 adultes ($500 \times 2.3 \times 0.1$) si l'habitat est limité à tous les stades et de 155 ($500 \times 3.1 \times 0.1$) s'il y avait un habitat excédentaire des juvéniles. Si la mortalité agissait plutôt au stade adulte, les diminutions seraient de 55 ($500 \times 1.1 \times 0.1$) et de 140 ($500 \times 2.8 \times 0.1$) lorsque tous les types d'habitats sont limitatifs ou qu'un habitat excédentaire pour les adultes était disponible, respectivement.

Les résultats des changements de la capacité de charge propres à chaque stade sont également présentés (figure 5). Comme pour les changements des taux de survie avec tous les types d'habitats limitatifs, le plus grand effet sur la taille de la population adulte résulte des changements de la capacité de charge des juvéniles ($\epsilon_N = 0,68$). Les changements de la capacité de charge des adultes étaient les deuxièmes les plus influents ($\epsilon_N = 0,31$) et les effets des changements de l'habitat de frai ou des jeunes de l'année étaient négligeables. Lorsqu'un habitat excédentaire est disponible pour un stade biologique, les changements de la capacité de charge de ce stade biologique avaient un effet négligeable sur la taille de la population. Par exemple, lorsqu'un habitat excédentaire des juvéniles était disponible (figure 5, graphique 4 – habitat excédentaire des juvéniles), les changements de la capacité de charge des juvéniles n'ont pas fait augmenter la densité des adultes, mais les changements de la capacité de charge des adultes ont eu une grande incidence sur la densité. De plus, dans ces conditions, les changements de l'habitat de frai et des jeunes de l'année ont eu un effet sur la densité des adultes ($\epsilon_N = 0,22$ et $0,26$).

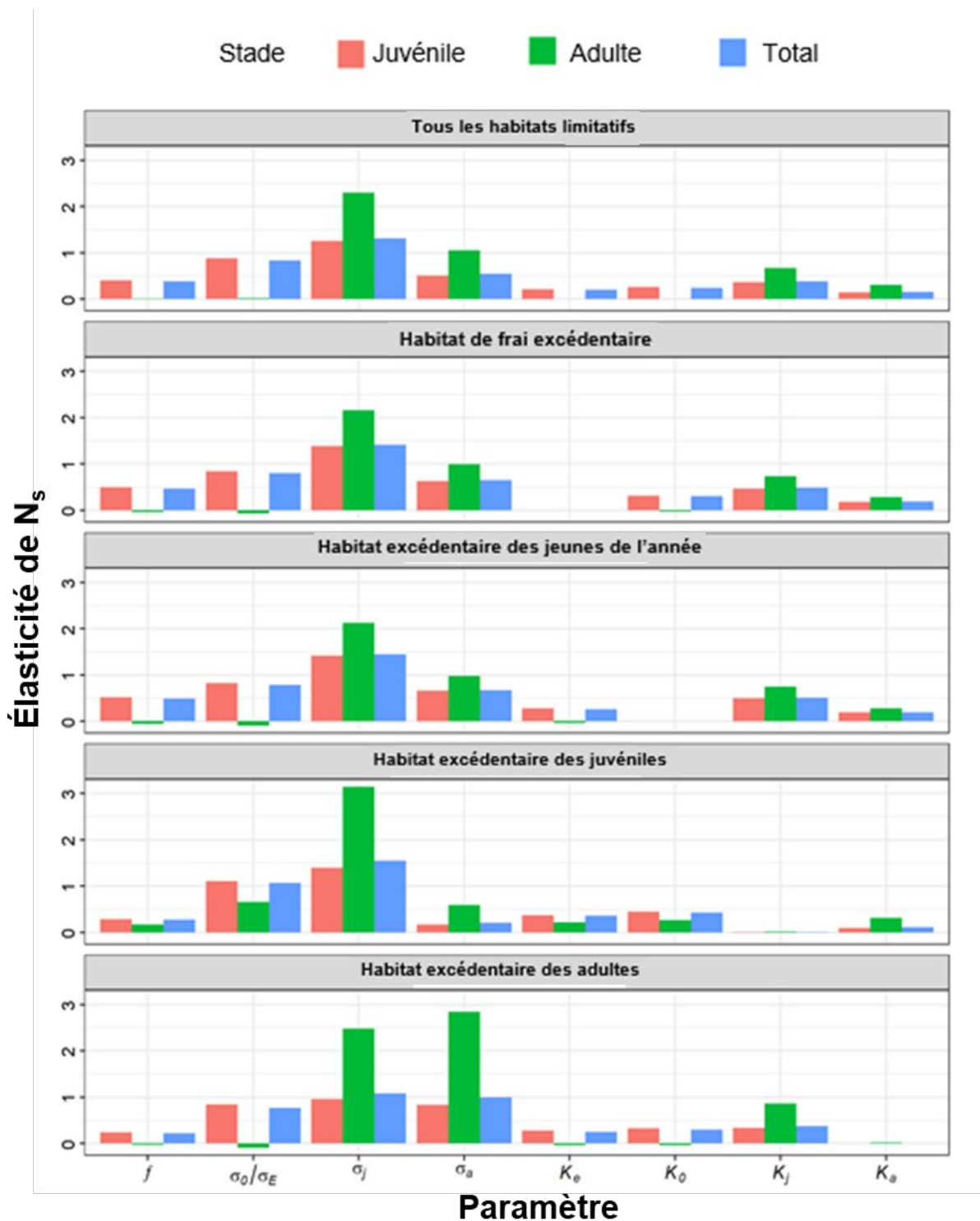


Figure 5. Résultats de l'analyse de l'élasticité de N_s pour les populations avec différentes limitations sur la densité. Dans le graphique du haut, tous les types d'habitats sont limitatifs et dans les quatre graphiques du bas, un type d'habitat est excédentaire. f représente la fécondité totale, σ_s représente la survie par stade biologique et K_s représente la capacité de charge par stade biologique.

Simulation

Les analyses de l'élasticité ci-dessus supposent que les changements d'un taux vital sont permanents. Nous avons procédé à une analyse par simulation pour déterminer comment la population peut réagir à des perturbations périodiques survenant chaque année (pour comparaison à l'analyse de l'élasticité), tous les deux ans, tous les cinq ans et tous les dix ans (figure 6). Nous avons inclus une ligne de référence choisie arbitrairement au point où la densité des adultes était réduite à 75 % de la capacité de charge initiale.

Comme dans l'analyse de l'élasticité, c'est sur la densité des adultes que les dommages au stade juvénile (augmentation de la mortalité annuelle) ont eu le plus grand impact. L'intervalle de confiance plus faible pour la survie des juvéniles a dépassé le seuil de 75 % lorsque les dommages étaient de 0,06, c'est-à-dire qu'une mortalité supplémentaire de 6 % chez les juvéniles pourrait faire diminuer de 25 % la densité des adultes par rapport aux densités initiales avant les dommages. Les valeurs de confiance inférieures pour les stades adultes et des jeunes de l'année étaient de 0,13 et 0,49, respectivement. Les lignes des dommages causés aux jeunes de l'année et aux adultes se croisent à environ 0,86 (figure 6, graphique supérieur gauche), car l'impact des dommages causés aux jeunes de l'année s'accélère aux valeurs élevées, tandis que l'impact des dommages causés aux adultes se stabilise parce que certaines truites fardées versant de l'ouest du stade 4 sont capables de se reproduire et ne sont pas touchées par les dommages causés aux « adultes ».

Les effets des dommages diminuent avec la fréquence des dommages. Avec des dommages tous les deux ans, les intervalles de confiance inférieurs franchissent le seuil des 75 % à environ le double de la valeur pour les dommages annuels. Lorsque les dommages sont espacés de cinq ans, les dommages causés aux jeunes de l'année n'avaient pas beaucoup d'effet sur la taille de la population adulte, tandis que les dommages de plus de 28 et 54 % causés aux juvéniles et aux adultes pourraient entraîner une diminution de 25 % de la taille de la population. À des intervalles de 10 ans, les dommages causés au stade adulte n'ont entraîné qu'un faible déclin de la population, tandis que ceux causés aux juvéniles étaient encore importants lorsque la mortalité dépassait 65 %. Toutefois, si la population dans son ensemble est touchée, une mortalité supérieure à 41 % tous les 10 ans pourrait entraîner un déclin de la population à 75 % des densités initiales.

Ces simulations supposent que l'environnement et les taux vitaux reviennent aux conditions initiales immédiatement après l'application des dommages et qu'il n'y a pas d'obstacles importants au rétablissement de la population, comme des concurrents majeurs.

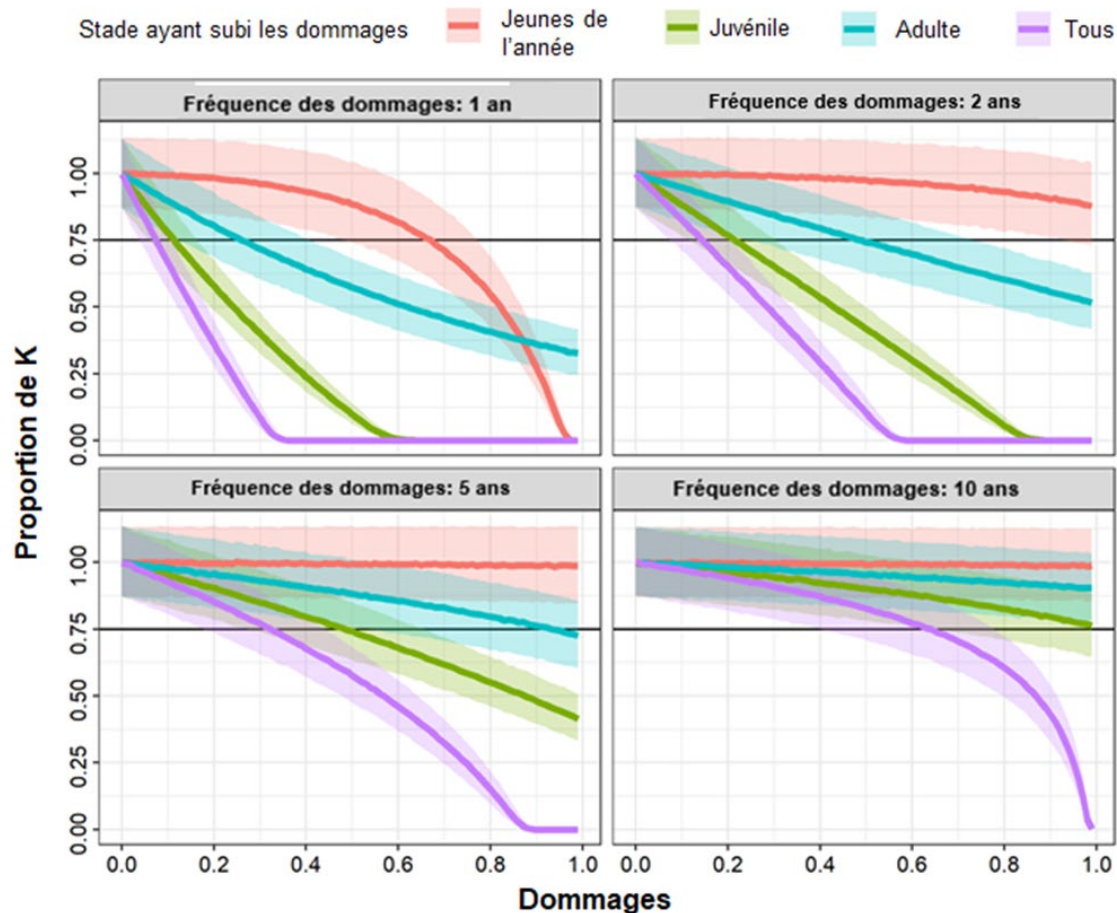


Figure 6. Résultats de l'analyse par simulation des dommages lorsque les dommages sont appliqués à des fréquences différentes à certains stades biologiques. L'axe des abscisses représente les dommages proportionnels (p. ex. mortalité annuelle) appliqués au stade biologique et l'axe des ordonnées représente la diminution proportionnelle de la densité des adultes dans une simulation sur 100 ans. Les lignes pleines représentent l'impact moyen et les polygones qui les entourent représentent les intervalles de confiance de 95 %. La ligne de référence indique une diminution de 25 % par rapport à la densité initiale.

OBJECTIFS DE RÉTABLISSEMENT

Abondance : Population minimale viable (PMV)

La viabilité démographique a été évaluée au moyen de simulations stochastiques de la population densité-dépendantes. Les résultats des simulations, des quasi-extinctions binomiales (1 : éteintes; 0 : existantes), ont été ajustés à l'aide d'une régression logistique (figure 7).

Les objectifs de rétablissement sont présentés pour les abondances qui affichent une probabilité de quasi-extinction de 5 % et de 1 % sur 100 ans (tableau 5). D'autres objectifs, ceux qui présentent des risques d'extinction différents, peuvent être estimés à l'aide de l'équation 21. Les résultats des simulations ont été appliqués uniquement aux femelles dans les populations. On a supposé que la truite fardée versant de l'ouest maintient un sex-ratio égal tout au long de son cycle biologique et on a donc doublé les estimations des femelles pour tenir compte des mâles dans la population (tableau 5).

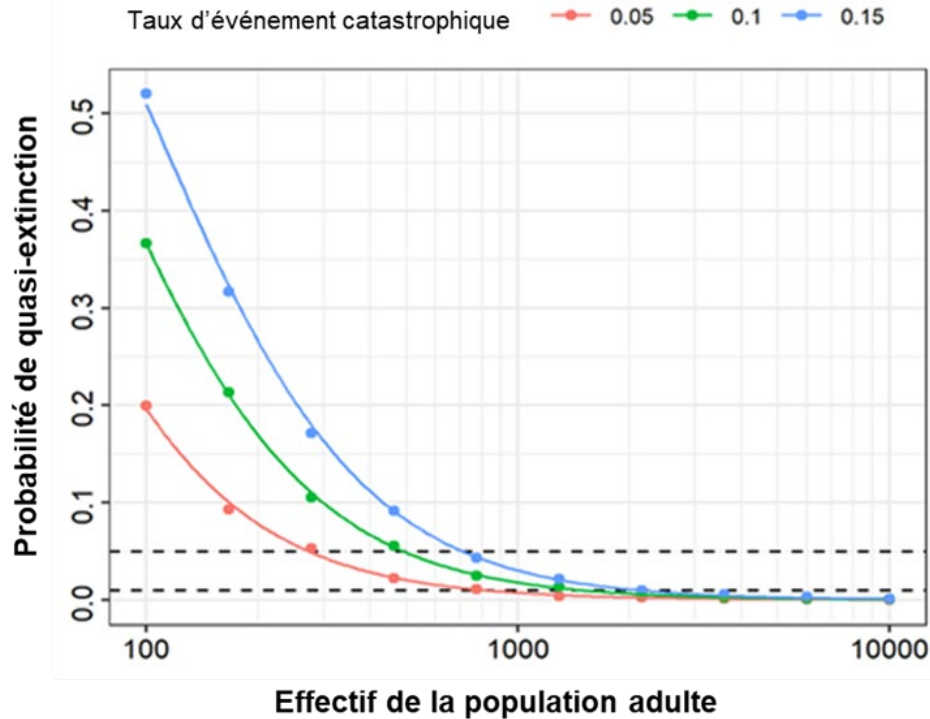


Figure 7. Probabilité de quasi-extinction en tant que fonction de la densité des femelles adultes pour trois taux de probabilité d'événement catastrophique. Les points représentent les valeurs moyennes de la simulation et les lignes représentent les régressions logistiques ajustées suivant la relation (abondances des femelles seulement) : $P[ext.] = \frac{1}{1+e^{-(b_{MPV} \log_{10}(N_a) + a_{MPV})}}$, où les paramètres a_{MPV} sont égaux à 5,6, 6,4, et 7,0 et b_{MPV} sont égaux à -3,51, -3,46 et -3,50 pour des taux d'événement catastrophique de 0,05, 0,10 et 0,15, respectivement.

Tableau 5. Objectifs de rétablissement pour la taille des populations adultes (population minimale viable) et l'habitat (superficie minimale pour la viabilité de la population, SMPV). Les valeurs de la PMV représentent les femelles et les mâles dans la population en supposant un sex-ratio de 1:1. Les estimations de la superficie minimale pour la viabilité de la population ont été établies en déterminant la longueur de cours d'eau prévue pour donner une population minimale viable (équation 22) d'après les densités des populations de truite fardée versant de l'ouest de l'Alberta (COSEPAC 2016). ICI représente les estimations de l'intervalle de confiance inférieur et ICS représente les estimations de l'intervalle de confiance supérieur.

Taux d'événement catastrophique	PMV		SMPV (km de rivière)					
	P[ext] = 5 %	P[ext] = 1 %	P[ext] = 5 %			P[ext] = 1 %		
			ICI	Moyenne	ICS	ICI	Moyenne	ICS
0,05	546	1 616	5,44	6,95	9,79	11,00	14,24	20,81
0,10	984	2 948	8,11	10,42	15,00	15,57	20,35	30,12
0,15	1 474	4 208	10,41	13,46	19,62	18,99	24,93	37,12

La taille requise de la population de truite fardée versant de l'ouest adulte (stades 5, 6 et 7 dans la matrice, plus de 138 mm) dépendait de la fréquence présumée des perturbations catastrophiques subies par les populations. Des populations relativement stables, avec un taux d'événement catastrophique de 5 % par génération, avaient besoin d'environ 550 adultes pour atteindre une probabilité de persistance de 95 % sur 100 ans et de ~1 600 adultes pour parvenir

à une probabilité de persistance de 99 %. Avec des événements catastrophiques plus fréquents, de 15 % par génération, il faut une population adulte de ~1 500 et ~4 200 individus pour obtenir des probabilités de persistance de 95 % et 99 %, respectivement.

Habitat : Superficie minimale pour la viabilité de la population (SMVP)

Nous avons estimé la quantité d'habitat nécessaire pour soutenir une population de truite fardée versant de l'ouest en déterminant la longueur du cours d'eau prévue pour donner une population minimale viable (équation 22). À partir de cette relation, nous avons pu estimer les longueurs moyennes prévues des cours d'eau et les intervalles de confiance pour chaque estimation de la population minimale viable (tableau 5). Selon le niveau de persistance souhaité de la population et la fréquence supposée des événements catastrophiques, la superficie minimale pour la viabilité de la population allait de ~7 à 24 km de rivière en fonction des estimations moyennes de la densité. En utilisant les estimations plus prudentes de l'intervalle de confiance supérieur (ICS) de la longueur des cours d'eau, la superficie minimale pour la viabilité de la population variait de ~10 à 37 km de rivière.

TEMPS DE RÉTABLISSEMENT

Le temps de rétablissement a été estimé à l'aide d'une analyse par simulation. La taille initial de la population a été fixé à 10 % de la population minimale viable. Nous avons réalisé des simulations pour déterminer le temps nécessaire pour atteindre la taille de la population minimale viable (la population minimale viable a également servi de capacité de charge). Ces simulations reflètent une augmentation de l'habitat disponible ou une réduction des menaces de sorte que les taux vitaux reviennent à un état antérieur à la menace, ce qui permet à la taille de la population d'augmenter pour se rapprocher de la capacité de charge.

Les répétitions des simulations ont donné une distribution des temps de rétablissement (figure 8). Le temps de rétablissement a été estimé comme le 95^e centile des simulations; par conséquent, 95 % des simulations produisent un rétablissement dans le temps estimé. Pour l'ensemble des taux d'événement catastrophique et des probabilités de persistance, les temps de rétablissement variaient de 27 à 33 ans.

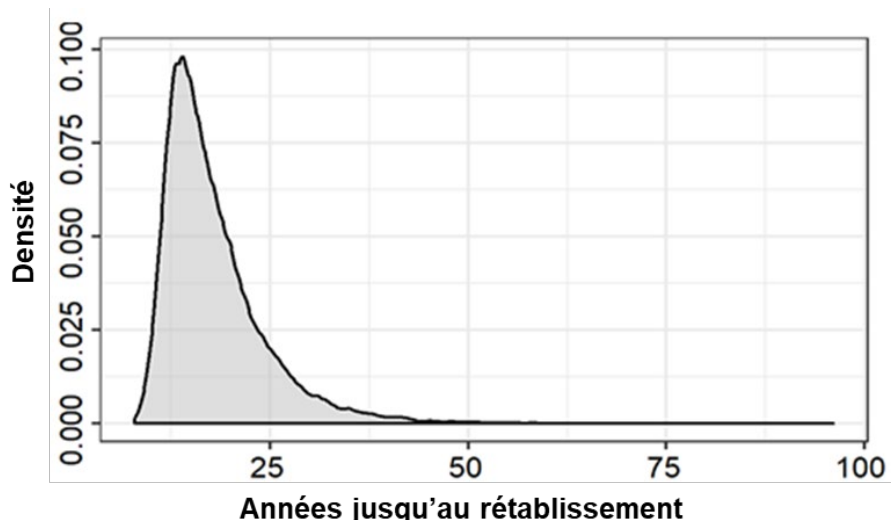


Figure 8. Distribution des délais de rétablissement d'après toutes les simulations pour les populations de truite fardée versant de l'ouest pour un objectif de rétablissement à la population minimale viable et une abondance initiale de 10 % de la population minimale viable.

DISCUSSION

Nous avons créé un modèle de population pour la truite fardée versant de l'ouest afin de prédire la façon dont une population peut réagir aux dommages anthropiques, d'estimer les objectifs de rétablissement pour l'abondance et l'habitat et de projeter les délais de rétablissement. Le modèle représente les populations pures de truite fardée versant de l'ouest du type de cycle biologique résident fluvial en Alberta. Les autres types de cycle biologique ont des taux de croissance différents et parfois aussi d'autres taux vitaux différents (COSEPAC 2016) et, par conséquent, ne seraient pas bien représentés par ce modèle.

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour évaluer l'impact des dommages sur les populations de truite fardée versant de l'ouest. Ces diverses méthodes montrent bien que les populations de type résident fluvial de truite fardée versant de l'ouest sont les plus touchées par les perturbations au stade juvénile; toutefois, dans certaines conditions (p. ex. habitat excédentaire), les effets sur d'autres stades biologiques étaient tout aussi importants, voire plus. Ce résultat tient pour des hypothèses de densité-indépendance et de densité-dépendance et de dommages périodiques. L'analyse par simulation (figure 6) a indiqué que des mortalités annuelles de seulement ~6 % au stade juvénile (selon l'intervalle de confiance inférieur) pourraient faire baisser de 25 % la taille de la population adulte. L'analyse de l'élasticité de N (figure 5) a donné des résultats semblables, montrant que des mortalités entre ~8 et 12 % au stade juvénile, en plus de la mortalité naturelle, pourraient faire chuter les populations à 75 % de la capacité de charge, selon divers scénarios de limitation de l'habitat (calculés comme suit : $\frac{75-100}{100}/\varepsilon_{N,Sj}$). L'analyse par simulation a montré qu'il faudrait une mortalité supplémentaire de 13 % agissant sur le stade adulte pour causer la même baisse de densité. Les résultats de l'analyse de l'élasticité de N ont indiqué que des mortalités de 9 à 42 % des adultes entraînaient des baisses de 25 % de N_a . L'impact de la mortalité des adultes était plus important lorsqu'il y avait un habitat excédentaire pour les adultes et moins marqué lorsqu'il y avait un habitat excédentaire des juvéniles car les effets de la densité-dépendance compensaient les effets des dommages anthropiques. Les effets des dommages sur le stade des jeunes de l'année étaient généralement beaucoup plus faibles, nécessitant des mortalités de plus de 49 % en plus de M pour produire des baisses de 25 % de N_a selon les résultats des simulations. Cependant, dans le cas des habitats excédentaires des juvéniles, les effets des dommages causés aux œufs ou aux jeunes de l'année étaient semblables à ceux des dommages causés au stade adulte (figure 5).

Une analyse par simulation a été nécessaire pour étudier l'impact des dommages qui se produisent périodiquement (à des intervalles de plus d'un an), car l'analyse de sensibilité suppose que toutes les perturbations soient permanentes. L'impact des dommages a diminué de façon relativement linéaire avec la réduction de la fréquence, et la quantité de dommages causant une diminution de 25 % de N_a à différentes fréquences de dommages était approximativement égale à l'impact des dommages annuels divisé par la fréquence. Cela indique que, plus le temps de rétablissement accordé après des dommages périodiques est long, plus l'impact de chaque occurrence des dommages est faible.

Carim *et al.* (2017) ont estimé l'élasticité de λ pour les populations de truite fardée versant de l'ouest au Montana et, comme la présente analyse, ont constaté un impact plus important des perturbations au début de la vie avec une diminution des élasticités lorsque la longueur du corps dépassait 150 mm. Regroupés par stade biologique, ces résultats correspondent bien à ceux de la présente analyse, qui démontre une plus grande importance du stade juvénile (Carim *et al.* 2017). Hilderbrand (2003) a appliqué l'analyse de sensibilité de λ aux éléments de la matrice d'un modèle de matrice de la truite fardée fondé sur la longueur. Son analyse est différente car les sensibilités représentent des changements absolus des valeurs des

paramètres plutôt que des changements proportionnels, et l'analyse a été effectuée en fonction des éléments de la matrice plutôt que des taux vitaux. Néanmoins, Hilderbrand (2003) a constaté une importance accrue des sous-adultes qui arriveront à maturité l'année suivante et des jeunes de l'année, ce qui montre encore une fois l'importance des sous-adultes dans les populations de truite fardée.

Une analyse par simulation a permis d'estimer les objectifs de rétablissement pour l'abondance afin de déterminer les effectifs de la population nécessaires pour assurer la stabilité de la population en estimant la population minimale viable. Selon le taux présumé de mortalité catastrophique (5 à 15 % par génération pour un déclin de 50 % de la population), une population adulte (plus de 138 mm) de 550 à 1 500 individus et de 1 600 à 4 200 individus était nécessaire pour atteindre une probabilité de persistance de 95 ou 99 % sur 100 ans, respectivement. La fréquence des événements catastrophiques est une variable inconnue et a eu une incidence considérable sur les résultats du modèle. En fin de compte, elle représente la stabilité prévue de l'environnement sur de longues périodes. Le taux d'événements catastrophiques peut varier d'un endroit à l'autre et, par conséquent, l'objectif de rétablissement le plus approprié variera également. Les estimations fondées sur des événements catastrophiques plus fréquents sont plus prudentes, surtout si la fréquence des perturbations stochastiques à grande échelle augmente avec les changements climatiques (Williams *et al.* 2009).

Reed *et al.* (2003) ont effectué une méta-analyse afin de déterminer la fréquence des changements interannuels importants (> 50 %) de l'abondance des espèces de vertébrés. Pour toutes les espèces, ils ont observé une perturbation de la population se produisant à un taux de 14 %/génération (Reed *et al.* 2003). Ce résultat a servi à orienter les taux inclus dans les modèles de simulation, mais des recherches par espèce visant à déterminer l'ampleur et la fréquence des événements catastrophiques au niveau de la population permettraient de réduire considérablement l'incertitude dans les estimations de la taille de la population minimale viable.

Des analyses antérieures ont permis d'estimer la population minimale viable pour la truite fardée versant de l'ouest avec des abondances plus petites et plus grandes que les estimations de la présente analyse. Hilderbrand (2003) a utilisé un modèle de simulation pour estimer le risque d'extinction des populations ayant des capacités de charge différentes et a constaté que le risque d'extinction était inférieur à 5 % sur 100 ans pour les populations ayant une abondance (âge 1+) supérieure à 2 000 individus. Ces résultats n'incluaient pas explicitement les événements catastrophiques stochastiques, mais comprenaient la stochasticité environnementale, où la probabilité de survie et de transition variait sous forme de distribution normale avec un écart-type (ET) de 0,09. Les simulations qui englobaient l'immigration (échange entre deux populations non corrélées) réduisaient considérablement le risque d'extinction, qui diminuait davantage à mesure que les taux d'immigration augmentaient. L'effet de l'immigration diminuait à mesure que la corrélation de la stochasticité environnementale entre les deux populations augmentait (Hilderbrand 2003). Mayhood (2014) a utilisé des relations empiriques pour prédire la persistance sur 40 générations (l'auteur a indiqué que cela correspond à environ 120 à 200 ans), où : $P[\textit{persistance}] = 18.375 \ln(N) - 64.866$. Cette relation prédit des effectifs de la population de ~6 000 et ~7 500 individus pour atteindre des probabilités de persistance de 5 % et de 1 %, respectivement. La période plus longue a probablement amplifié les estimations de Mayhood (2014) par rapport à la présente analyse.

D'autres analyses ont porté sur les probabilités de persistance des populations existantes de diverses sous-populations de truite fardée versant de l'ouest et ont permis de conclure que les probabilités de persistance des populations de truite fardée sont généralement faibles. Roberts *et al.* (2017), de même que Zeigler *et al.* (2019), ont utilisé des modèles de réseau bayésien pour la truite fardée du fleuve Colorado et la truite fardée du Rio Grande (*O. c. virginialis*) afin de

déterminer les probabilités de persistance des populations propres à l'emplacement. Roberts *et al.* (2017) ont déterminé que la plus grande menace pour la truite fardée du fleuve Colorado était la poursuite de l'invasion par l'omble de fontaine non indigène, qui menaçait de faire disparaître 39 % des populations existantes. Une autre proportion des populations (37 %) étaient menacées d'extinction en raison de la stochasticité environnementale accrue dans les fragments courts des rivières. Les probabilités de persistance jusqu'à l'année 2080 pour la truite fardée du Rio Grande étaient généralement faibles, allant de 0 à 90 %, avec une probabilité de persistance de plus de 75 % estimée pour seulement 11 % des populations (Zeigler *et al.* 2019). Les plus grandes menaces pour la truite fardée du Rio Grande étaient la présence ou l'invasion potentielle par des espèces de truites non indigènes, puis le réchauffement dû aux changements climatiques (Zeigler *et al.* 2019).

Les estimations de l'abondance pour la population minimale viable ont été converties en besoins en matière d'habitat sous la forme d'une relation entre la longueur des cours d'eau et l'abondance pour l'Alberta (figure 3). Cette relation prédit des densités allant de 78 à 169 adultes (plus de 153 mm)/km selon la relation moyenne et de 56 à 113 adultes/km selon l'intervalle de confiance inférieur (ICI; figure 3). En utilisant les intervalles de confiance supérieurs plus prudents de la superficie minimale pour la viabilité de la population (tableau 5), les estimations de l'habitat vont de 9,8 à 37,1 km d'habitat fluvial. Hilderbrand et Kershner (2000) ont estimé les longueurs de cours d'eau nécessaires pour soutenir 2 500 truites fardées (plus de 75 mm) en supposant des densités élevées de 300 poissons/km et des densités faibles de 100 poissons/km, et ont obtenu des résultats comparables à cette analyse, de 9,3 et 27,8 km d'habitat fluvial. De même, Roberts *et al.* (2013) ont déterminé qu'une longueur de cours d'eau inférieure à 7 km augmentait le risque d'extinction en raison des effets connexes sur l'abondance et du manque de refuges suffisants contre les perturbations stochastiques comme les feux de forêt.

Cette analyse ne fait que déterminer les estimations des quantités d'habitat dont une truite fardée versant de l'ouest peut avoir besoin et ne tient pas compte de la qualité de l'habitat. Young *et al.* (2005) ont constaté qu'en plus de la longueur des cours d'eau, selon la méthodologie, une température plus élevée était un facteur important de l'abondance de la truite fardée du fleuve Colorado et d'*Oncorhynchus clarkii stomias*, tout comme le nombre de fosses profondes; toutefois, le modèle le plus parcimonieux ne comprenait que la longueur des cours d'eau. Un autre résultat important est que la largeur pleins-bords du cours d'eau n'avait pas d'incidence significative sur l'abondance de la truite fardée; toutefois, cela peut être dû à des incohérences dans le type de cours d'eau, ce qui réduit la relation entre la qualité de l'habitat pour la truite fardée et la largeur du cours d'eau. Harig et Fausch (2002) ont utilisé des régressions logistiques pour prédire le succès de la translocation pour la truite fardée du fleuve Colorado et *Oncorhynchus clarkii stomias* et ont constaté qu'il était limité par la température estivale froide, l'étroitesse du cours d'eau étroit et l'absence de fosses profondes. De plus, ils ont déterminé qu'une superficie minimale du bassin versant de 14,7 km² représentait un seuil entre les zones où les truites fardées étaient très abondantes et celles d'où les populations étaient absentes ou peu abondantes.

Les résultats de la simulation ont révélé que les populations de truite fardée versant de l'ouest pourraient atteindre des niveaux de population minimale viable à partir de densités initiales de 10 % de la population minimale viable en 27 à 33 ans. Ces estimations supposent que la population minimale viable agit également comme capacité de charge pour l'habitat. Si la capacité de charge dépassait la population minimale viable, la taille de la population finale serait supérieur à la population minimale viable, qui pourrait être atteinte en moins de temps.

INCERTITUDES

Le modèle de la truite fardée versant de l'ouest comporte un certain nombre d'incertitudes qui peuvent avoir eu un effet sur ses résultats. Tout d'abord, une incertitude entoure le paramétrage du modèle. Par exemple, de nombreuses estimations de la mortalité pour les populations de type résident fluvial ont été déclarées, mais elles variaient considérablement, les taux de survie annuels allant de 25 % (Carim *et al.* 2017) à 79 % (Cope *et al.* 2016). Les populations de truite fardée versant de l'ouest ont peut-être été soumises à des taux de mortalité par pêche qui n'ont pas été pris en compte dans le modèle et les estimations de la mortalité naturelle incorporées dans le modèle ont donc peut-être été surestimées. C'est pourquoi nous avons utilisé les données disponibles pour guider la valeur moyenne intégrée dans le modèle, mais la mortalité était principalement fondée sur des relations prédictives (Then *et al.* 2015).

De même, les données disponibles pour étayer la fécondité propre à la taille variaient considérablement dans les rapports publiés. Il existe de nombreuses équations pour prédire le nombre d'œufs comme une fonction linéaire de la longueur à la fourche (Tripp *et al.* 1979, Downs *et al.* 1997, Mayhood 2012, Janowicz *et al.* 2018), mais les valeurs de la pente différaient beaucoup, de 1,2 à 5,5. Nous avons utilisé la relation présentée par Janowicz *et al.* (2018) parce qu'elle était fondée sur la plus grande taille de l'échantillon ($n = 68$), était la plus contemporaine et était propre à la truite fardée versant de l'ouest du type résident fluvial de l'Alberta, bien qu'elle ait la pente la moins profonde.

La façon dont la densité-dépendance a été intégrée au modèle peut avoir une influence sur les résultats. La densité-dépendance a été incorporée à tous les stades biologiques, chaque stade agissant comme un facteur limitatif pour les populations adultes. Ces hypothèses ont clairement une incidence sur l'analyse de l'élasticité de N (figure 5), et les résultats diffèrent selon les conditions de la densité-dépendance. Les estimations de la population minimale viable n'ont pas été influencées par le type de la courbe de la densité-dépendance. Ce qui est important, c'est que la densité-dépendance agit sur la force de la relation. L'inclusion de la densité-dépendance permet aux populations d'avoir un certain degré de rétablissement à la suite de perturbations importantes, ce qui donne des estimations beaucoup plus petites de la population minimale viable que lorsque la densité-dépendance est exclue (p. ex. Roberts *et al.* 2016). Nous avons déterminé la force de la densité-dépendance, dans le modèle, en définissant un maximum supérieur pour la survie des adultes, soit 85 %. Cela a donné un taux de croissance maximal de la population, à une densité de 0, de 1,52. Cette limite supérieure a été estimée à partir d'une relation pour M avec les coefficients de la fonction de croissance de von Bertalanffy et elle a été retenue comme M_{min} car elle était supérieure à toutes les estimations sur le terrain de Z . Il est possible que la survie à faible densité soit supérieure à l'estimation intégrée dans le modèle, ce qui donnerait un λ_{max} plus élevé, une plus grande résilience aux perturbations et des estimations plus basses de la population minimale viable. L'utilisation d'une valeur plus faible pour σ_{max} produit des estimations plus prudentes de la population minimale viable.

La truite fardée versant de l'ouest a été modélisée comme une petite population isolée, ce qui est approprié pour nombre des populations existantes (COSEPAC 2016), mais pourrait ne pas représenter l'idéal pour les réseaux où elle est rétablie. La probabilité de persistance peut augmenter considérablement pour de petites populations structurées sous forme de métapopulations, avec une migration entre elles, comparativement à des populations isolées de la même taille. van der Lee *et al.* (2020) ont constaté une division par quatre de la population minimale viable de méné long (*Clinostomus elongatus*) lorsque la structure complexe de la population a été incluse dans le modèle. De plus, Hilderbrand (2003) a montré des effets importants sur la probabilité de persistance, avec des échanges d'individus entre seulement deux sous-populations de truite fardée versant de l'ouest.

Enfin, comme mentionné précédemment, la fréquence des événements catastrophiques pour la truite fardée versant de l'ouest était inconnue et a eu une incidence importante sur les estimations de la population minimale viable. Les résultats sont présentés pour plusieurs taux d'événements catastrophiques, mais le plus approprié ne ressort pas clairement. Les pratiques exemplaires peuvent consister à utiliser les estimations les plus prudentes (15 % par génération) puisqu'elles sont proches de la moyenne des taxons pour les vertébrés (Reed *et al.* 2003); elles permettent également d'atténuer l'incertitude.

ÉLÉMENTS

Élément 1 : Estimer les paramètres actuels ou récents du cycle biologique de la truite fardée versant de l'ouest.

Les meilleures données disponibles ont été rassemblées pour fournir les paramètres du cycle biologique de la truite fardée versant de l'ouest. La valeur de chaque paramètre du cycle biologique utilisée dans la modélisation est présentée dans les tableaux 1, 2 et 3 et la section Méthodes.

Élément 2 : Proposer des objectifs de rétablissement possibles concernant l'abondance et la répartition

Les objectifs d'abondance ont été estimés à l'aide d'une analyse de viabilité de la population et d'estimations de la population minimale viable. Les simulations intégraient la densité-dépendance, la stochasticité environnementale et les événements catastrophiques aléatoires. Les objectifs variaient selon la probabilité de persistance souhaitée, le taux d'événement catastrophique et le taux de croissance maximal de la population (tableau 5).

La probabilité d'extinction de la population, dans son ensemble, à l'intérieur d'une UD, P_{UD} , peut être calculée en tant que fonction du nombre de populations, de la persistance de chacune et de la corrélation entre elles :

$$P_{UD} = \prod_{i=1}^n P_{pop,i} \frac{n}{d^T \rho d}. \quad (23)$$

où $P_{pop,i}$ est la probabilité d'extinction pour la population i , n est le nombre de populations, ρ est une matrice de $n \times n$ valeurs de corrélation entre les populations (c'est-à-dire lorsque les populations sont géographiquement proches et soumises à des conditions environnementales semblables) et d est un vecteur-colonne composé de 1 de longueur n . Par exemple, si trois populations spatialement distinctes se trouvaient dans une UD avec des probabilités de disparition au niveau de la population de 5 %, 10 % et 1 %, la probabilité d'extinction de la population dans son ensemble dépend du niveau de corrélation entre les populations. Si les populations sont entièrement indépendantes ($\rho = 0$), l'équation 23 se réduit au produit de P_{pop} par $P_{UD} = 0,005$ %. Toutefois, si chaque population est corrélée à l'autre à 50 % ($\rho = 0,50$), le risque d'extinction pour l'espèce dans l'UD est de 0,7 %.

Élément 3 : Projeter les trajectoires attendues des populations sur une période raisonnable (minimum de 10 ans) sur le plan scientifique et des trajectoires au fil du temps jusqu'à l'atteinte des objectifs de rétablissement potentiels, en fonction des paramètres actuels de la dynamique des populations de truite fardée versant de l'ouest.

Les abondances et l'évolution des populations actuelles ne sont pas connues pour la truite fardée versant de l'ouest dans l'UD 1.

Élément 4 : Présenter un avis sur la mesure dans laquelle l’habitat convenable disponible répond aux besoins de l’espèce, tant actuellement que lorsque les objectifs de rétablissement de l’espèce proposés dans l’élément 12 sont atteints.

Nous avons estimé la quantité d’habitat nécessaire pour soutenir les populations minimales viables de truite fardée versant de l’ouest en ajustant une relation entre la longueur des cours d’eau et l’abondance (équation 22; figure 3). Les estimations de la superficie minimale pour la viabilité de la population dépendent de la probabilité de persistance et du taux d’événement catastrophique (figure 4). Pour soutenir ~1 600 truites fardées versant de l’ouest adultes, le modèle prévoit une moyenne de 14,2 km d’habitat de cours d’eau. Sur les 38 estimations de l’habitat figurant dans la liste du COSEPAC (2016), seules six (16 %) fournissent un habitat suffisant. Pour soutenir environ 4 200 truites fardées versant de l’ouest adultes, le modèle prévoit un intervalle de confiance supérieur de 37,1 km d’habitat de cours d’eau. Sur les 38 estimations de l’habitat figurant dans la liste du COSEPAC (2016), seules trois (8 %) fournissent un habitat suffisant.

Élément 5 : Évaluer la probabilité que les objectifs possibles de rétablissement puissent être atteints selon les paramètres actuels de la dynamique des populations et comment cette probabilité pourrait varier selon différents paramètres de mortalité (en particulier selon des valeurs plus faibles) et de productivité (en particulier selon des valeurs plus élevées).

Nous avons effectué des simulations pour des populations de truite fardée versant de l’ouest dont l’abondance initiale était de 10 % de la population minimale viable et un délai de rétablissement prévu dans lequel le rétablissement équivaut à la population minimale viable (la population minimale viable a également été fixée comme capacité de charge). La truite fardée versant de l’ouest avait 95 % de chances d’atteindre ces objectifs de rétablissement après 27 à 33 ans.

Élément 6 : Évaluer le taux maximal de mortalité d’origine anthropique et de destruction de l’habitat que l’espèce peut soutenir sans risque pour sa survie ou son rétablissement.

Nous avons évalué l’impact des dommages sur les populations de truite fardée versant de l’ouest au moyen d’estimations de l’élasticité de λ (figure 4), de l’élasticité de N (figure 5) et de simulations (figure 6). Dans chaque analyse, ce sont les perturbations du stade juvénile (survie, croissance et habitat) qui ont eu le plus grand impact sur la population (tableau 4).

Cette analyse peut permettre d’estimer les dommages anthropiques maximaux, mais ces estimations dépendent de l’état initial de la population et de l’état final de la population considéré comme acceptable. Les dommages maximaux, qui sont définis ici comme une mortalité supplémentaire ou une réduction proportionnelle de l’habitat, peuvent être estimés comme suit :

$$\text{Dommages maximaux} = \frac{\text{l'état final} - \text{état initial}}{\text{état initial}} \times \frac{1}{\varepsilon \times \text{fréquence}}, \quad (24)$$

où ε est l’estimation de l’élasticité pour le taux vital perturbé (tableau 4), la fréquence est le nombre de fois par année où les dommages sont appliqués (c.-à-d. que 0,2 représente un cycle périodique de cinq ans), et l’état est le paramètre de la population mesuré (λ ou N). Par exemple, l’élasticité de N_a pour l’habitat des juvéniles (K_j) était d’environ 0,7; si la taille initial de la population adulte était de 5 000 individus et qu’on souhaite demeurer au-dessus de 4 500, environ 14 % de l’habitat des juvéniles pourraient alors être touchés.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Behnke, R.J. 2002. Trout and salmon of North America. Free Press, New York, NY. 384 p.
- Budy, P., Thiede, G.P., and McHugh, P. 2007. Quantification of the vital rates, abundance, and status of critical, endemic population of Bonneville Cutthroat Trout. *N. Am. J. Fish. Manag.* 17(2): 593–604.
- Budy, P., Wood, S., and Roper, B. 2012. A study of the spawning ecology and early life history survival of Bonneville Cutthroat Trout. *N. Am. J. Fish. Manag.* 32(3): 436–449.
- Carim, K.J., Vindenes, Y., Eby, L.A., Barfoot, C., and Vollestad, L.A. 2017. Life history, population viability, and the potential for local adaptation in isolated trout populations. *Glob. Ecol. Conserv.* 10: 93–102.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2nd Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 722 p.
- Caswell, H. 2019. Sensitivity analysis: matrix methods in demographic and ecology. Springer Open. 299 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-10534-1>
- Cope, S., Schwarz, C.J., Prince, A. and Bisset, J. 2016. Upper Fording River Westslope Cutthroat Trout population assessment and telemetry project: Final report. Report prepared for Teck Coal Limited, Sparwood, BC. Report prepared by Westslope Fisheries Ltd., Cranbrook, BC. 266 p.
- COSEPAC (Comité sur la situation des espèces en péril au Canada). 2016. [Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur la truite fardée versant de l'ouest \(*Oncorhynchus clarkii lewisi*\), populations de la rivière Saskatchewan et du fleuve Nelson et populations du Pacifique, au Canada](#). Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa, ON. xvi + 102 p.
- Downs, C.C., White, R.G., and Shepard, B.B. 1997. Age at sexual maturity, sex ratio, fecundity, and longevity of isolated headwater populations of Westslope Cutthroat Trout. *N. Am. J. Fish. Manag.* 17(1): 85–92.
- Duarte, C.M., and Alcaraz, M. 1989. To produce many small or few large eggs: a size-independent reproduction tactic of fish. *Oecologia* 80: 401–404.
- Fraley, J., and Shepard, B.B. 2005. Age, growth, and movements of Westslope Cutthroat Trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, inhabiting the headwaters of a wilderness river. *Northw. Sci.* 79: 12–21.
- Harig, A.L. and Fausch, K.D. 2002. Minimum habitat requirements for establishing translocated Cutthroat Trout populations. *Ecol. Appl.* 12(2): 535–551.
- Hilberbrand, R.H. 2003. The roles of carrying capacity, immigration, and population synchrony on persistence of stream-resident Cutthroat Trout. *Biol. Conserv.* 110(2): 257–266.
- Hilberbrand, R.H. and Kershner, J.L. 2000. Conserving inland Cutthroat Trout in small streams: how much stream is enough? *N. Am. J. Fish. Manag.* 20(2): 513–520.
- Janowicz, M.E., Zatachowski, W., Rybczyk, A., Dalton, S., Fernandes, E., and Fontoura, N.F. 2018. Age, growth and reproductive biology of threatened Westslope Cutthroat Trout *Oncorhynchus clarkii lewisi* inhabiting small mountain streams. *J. Fish. Biol.* 93(5): 874–886.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241(4872): 1455–1460.

-
- Lorenzen, K. 2000. Allometry of natural mortality as a basis for assessing optimal release size in fish-stocking programmes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57(12): 2374–2381.
- Mayhood, D.W. 2012. Reference parameters for headwater stream populations of Westslope Cutthroat Trout in Alberta. FWR Tech. Rep. No. 2012/12-01. iii + 34 p.
- Mayhood, D.W. 2014. Conceptual framework and recovery guidelines for restoring Westslope Cutthroat Trout populations in Alberta. FWR Tech. Rep. No. 2014/03-01. xii + 90 p.
- Moffett, I.J.J., Allen, M., Flanagan, C., Crozier, W.W., and Kennedy, G.J.A. 2006. Fecundity, egg size and early hatchery survival for wild Atlantic Salmon, from the River Bush. *Fish. Manage. Ecol.* 13(2): 73–79.
- Morris, W.F., and Doak, D.F. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 480 p.
- MPO. 2007a. [Documentation de l'utilisation de l'habitat par les espèces en péril et quantification de la qualité de l'habitat](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO, Avis sci. 2007/038.
- MPO. 2007b. [Protocole révisé pour l'exécution des évaluations du potentiel de rétablissement](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Avis sci. 2007/039.
- Peterson, D.P., Fausch, K.D., and White, G.C. 2004. Population ecology of invasion: effects of Brook Trout on native Cutthroat Trout. *Ecol. Appl.* 14(3): 754–772.
- R Core Team, 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rasmussen, J.B., Robinson, M.D., and Heath, D.D. 2010. Ecological consequences of hybridization between native Westslope Cutthroat (*Oncorhynchus clarkia lewisi*) and introduced Rainbow (*Oncorhynchus mykiss*) Trout: effects on life history and habitat use. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67(2): 357–370.
- Reed, D.H., O'Grady, J.J., Ballou, J.D., and Frankham, R. 2003. The frequency and severity of catastrophic die-offs in vertebrates. *Anim. Conserv.* 6(2): 109–114.
- Roberts, J.J., Fausch, K.D., Peterson, D.P., and Hooten, M.B. 2013. Fragmentation and thermal risk from climate change interact to affect persistence of native trout in the Colorado River basin. *Global Change Biol.* 19(5): 1383–1398.
- Roberts, J.H., Angermeier, P.L., and Anderson, G.B. 2016. Population viability analysis of endangered Roanoke Logperch. *J. Fish Wildl. Manag.* 7(1): 46–64.
- Roberts, J.J., Fausch, K.D., Hooten, M.B., and Peterson, D.P. 2017. Nonnative trout invasion combined with climate change threaten persistence of isolated Cutthroat Trout population in the southern Rocky Mountains. *N. Am. J. Fish. Manag.* 37(2): 314–325.
- Paul, A.J., Post, J.R., and Stelfox, J.D. 2003. Can anglers influence the abundance of native and non-native salmonids in a stream from the Canadian Rocky Mountains? *N. Am. J. Fish. Manag.* 23(1): 109–119.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31(2): 131–134.
- Then, A.Y., Hoenig, J.M., Hall, N.G., and Hewitt, D.A. 2015. Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *ICES J. Mar. Sci.* 72(1): 82–92.

-
- Tripp, D.B., Tsui, P.T.P., and McCart, P.J. 1979. Baseline fisheries investigations in the McLean Creek ATV and Sibbald Flat snowmobile areas, Volume I. Prepared for the government of Alberta, Department of Recreation, Parks and Wildlife, Calgary. 245 p.
- van de Lee, A.S., Poesch, M.S., Drake, D.A.R., et Koops, M.A. 2020. [Modélisation du potentiel de rétablissement du méné long \(*Clinostomus elongatus*\) au Canada](#). Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2019/034. v + 44 p
- Vélez-Espino, L.A., and Koops, M.A. 2009. Quantifying allowable harm in species at risk: application to the Laurentian Black Redhorse (*Moxostoma duquesnei*). *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 19(6): 676–688. doi:10.1002/aqc.1023.
- Vélez-Espino, L.A., and Koops, M.A. 2012. Capacity for increase, compensatory reserve, and catastrophes as determinants of minimum viable population in freshwater fishes. *Ecol. Model.* 247: 319–326.
- Vélez-Espino, L.A., Randall, R.G. and Koops, M.A. 2010. [Quantifying habitat requirements of four freshwater species at risk in Canada: Northern Madtom, Spotted Gar, Lake Chubsucker, and Pugnose Shiner](#). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2009/115. iv + 21 p.
- Williams, J.E., Haak, A.L., Neville, H.M., and Colyer, W.T. 2009. Potential consequences of climate change to persistence of Cutthroat Trout populations. *N. Am. J. Fish. Manag.* 29(3) 533–548.
- Young, M.K., Guenther-gloss, P.M., and Ficke, A.D. 2005. Predicting Cutthroat Trout (*Oncorhynchus clarkii*) abundance in high-elevation streams: revisiting a model of translocation success. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 2399–2408.
- Zeigler, M.P., Rogers, K.B., Roberts, J.J., Todd, A. S., Fausch, K.D. 2019. Predicting Persistence of Rio Grand Cutthroat Trout populations in a uncertain future. *N. Am. J. Fish. Manag.* 39(5): 819–848.